

SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

QH  
7  
S76

# ACTA BOTANICA FENNICA

49

49 - 53

HELSINGFORSIAE 1951

Akademische Buchhandlung, Helsingfors C.



ACTA BOTANICA FENNICA 49  
EDIDIT  
SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

VERBREITUNG UND ÖKOLOGIE DER HÖHEREN  
WASSERPFLANZEN IM BRACKWASSER DER  
EKENÄS-GEgend IN SÜDFINNLAND

VON  
HANS LUTHER

I  
ALLGEMEINER TEIL

MIT 15 TABELLEN, 5 FIGUREN, 4 TAFELN UND 100 KARTEN

AUS DER ZOOLOGISCHEN STATION TVÄRMINNE

ZUM DRUCK EINGELIEFERT 20. 9. 1950

HELSINGFORSIAE 1951

DRUCK VON TILGMANN  
HELSINGFORS 1951



## INHALT.

	Seite
Abkürzungen .....	4
Vorwort .....	5
Einleitung .....	9
Das Untersuchungsgebiet .....	14
Lage .....	14
Schärenzonen und Oberflächengestaltung .....	16
Kultureinwirkung .....	22
Die Geologie des Gebietes .....	22
Die Hydrographie des Gebietes .....	24
Die chemischen Verhältnisse .....	27
Die physikalischen Verhältnisse .....	34
Material und Untersuchungsmethode .....	40
Frühere Angaben aus dem Untersuchungsgebiet .....	40
Allgemeines über Wasservegetationseinteilungen .....	41
Die berücksichtigten Arten .....	46
Arbeitsmethode .....	47
Untersuchungsintensität und Bodenbeschaffenheit .....	55
Einteilungsgründe in autökologischen Untersuchungen .....	59
Die Standortsfaktoren .....	59
Die Lebensformen .....	62
Die Pflanzen .....	63
Einfluss der Standortsfaktoren .....	64
Landpflanzen und Wasserpflanzen .....	64
Im Untersuchungsgebiet einwirkende Faktoren .....	65
Aquatische Faktoren .....	66
Das Licht .....	66
Die Wärme .....	67
Die Wassertiefe .....	71
Die Wasserstandsschwankungen .....	76
Expositionsfaktoren .....	79
Der Wellengang .....	79
Andere Wasserströmungen .....	82
Die Eiswirkungen .....	85
Die Salinität .....	87
Übrige chemische Faktoren .....	102
Edaphische Faktoren .....	106
Physikalische Faktoren .....	107
Chemische Faktoren .....	110

	Seite
Trophiegruppen .....	112
Biotische Faktoren .....	113
Die Konkurrenz .....	113
Die Kultur .....	117
Die Verbreitungsbiologie .....	127
Die Ausbildung von Diasporen .....	127
Die Verbreitungsagenzien .....	136
Die Überwinterungsbiologie .....	144
Zusammenspiel der Standortsfaktoren .....	146
Die historischen Faktoren, die Landhebung und der Zufall .....	148
Die Verbreitungsgruppen, die Einwanderung .....	156
Literatur .....	166
Verzeichnis der Karten .....	177
Tafeln .....	181
Die Karten .....	185

### Abkürzungen.

Die Namen der Schärenzonen (vgl. Karte 1, S. 15) sind untenstehend *kursiv* gedruckt, die der naturwissenschaftlichen Provinzen mit **KAPITÄLEN**.

AB = REGIO ABOËNSIS  
 AK = *Äussere Küstenzone*  
 AKa = *Äusserer Teil von AK*  
 AKi = *Innerer Teil von AK*  
 AS = *Äussere Schärenzone*  
 F = Fundort, Fund  
 HMF = Herbarium Musei Fennici  
       (in Helsingfors)

IS = *Innere Schärenzone*  
 ISb = *Byviken in Tvärminne*  
 ISe = *Eigentliche IS*  
 KZ = *Küstenzone*  
 MZ = *Meereszone*  
 N = **NYLANDIA**  
 PW = *Pojowiek*

## Vorwort.

Seit meinen frühesten Kindesjahren habe ich die Sommermonate in Tvärminne in den Schären Westnylands verbracht. Schon früh fesselte die vielgestaltige Flora und Fauna der Schärengewässer meinen Sinn. Auf Fahrten von den windumwehten, von Blasentang umsäumten Felsen der äussersten Schären nach den ruhigen Gewässern der Ekenäsgegend und der Pojowiek, wo blühende Seerosen und reich belaubte, von dichten Röhrichten umgebene Ufer eher den Eindruck eines Binnensees als den eines Küstengewässers hervorrufen, wurde das Interesse schon früh auf diese auf einer recht kurzen Strecke stattfindende durchgreifende Veränderung gelenkt. Die Vertrautheit mit dem Untersuchungsgebiet und das Interesse für die Wasserpflanzen veranlassten die Wahl des Themas der vorliegenden Arbeit. Das Vorhandensein eines so vorteilhaften Exkursionsstützpunktes, wie mein im Untersuchungsgebiet gelegenes Sommerheim, die Zoologische Station in Tvärminne, mit ihrer reichhaltigen Bibliothek und ihrem gut ausgerüsteten Laboratorium es ist, wirkte auch auf die Wahl ein. Das Gebiet ist das vielleicht abwechslungsreichste Schärenggebiet unserer Südküste. Hier kommen innerhalb eines Umkreises von wenigen Meilen fast alle Ufertypen unserer Schärenggebiete vor.

Die Feldarbeiten wurden im Sommer 1936 begonnen und in den Sommern 1937, 1938 und 1939 fortgeführt. Es war meine Absicht ein zusammenhängendes Gebiet vom äussersten Meeressaum bis zum innersten Ende der Pojowiek zu untersuchen. Meine Einberufung in Waffendienst im Herbst 1939 verhinderte jedoch die Durchführung der Arbeit nach dem Untersuchungsplan. Als die Arbeit im Herbst 1939 abgebrochen wurde, war die innere Hälfte der Pojowiek noch gänzlich ununtersucht. Da mein 5-jähriger Waffendienst erst Ende 1944 aufhörte konnten die Feldarbeiten erst im Sommer 1945 fortgesetzt werden, wobei die Arbeit recht zeitraubend war, da wegen Brennstoffmangels kein Motorboot verwandt werden konnte, sondern ich darauf angewiesen war selbst auch längere Strecken umher zu rudern. 1945—47 wurden Untersuchungen in der inneren Hälfte der Pojowiek ausgeführt. Es war meine Absicht nach Abschluss der eigentlichen Feldarbeiten noch die ökologischen Verhältnisse teils durch Untersuchungen in der Natur, teils durch Laboratoriumsversuche (u. a. Keimungsversuche) zu beleuchten. Der



5-jährige Abbruch der Arbeit hat mich aber gezwungen die Untersuchung in ihrer jetzigen Form abzuschliessen. Ich bin mir dessen bewusst, dass in dieser Weise Lücken in der Darstellung vorkommen, doch dürften die erwähnten Umstände diesen Mangel entschuldigen.

Aus praktischen Gründen erscheint die Arbeit in zwei Teilen. Teil I umfasst Beschreibungen des Gebietes und der Untersuchungsmethode sowie den allgemeinen, vorwiegend die Standortsfaktoren behandelnden Teil. Nähere Begründungen konnten als Regel nicht in dieser Darstellung gegeben werden, sie sind in Teil II (LUTHER 1951a) zu finden, der den nach Arten geordneten speziellen Teil umfasst. Die Verbreitungskarten sind Teil I beigelegt.

Wenn ich jetzt im Stande bin, auf die lange Zeitspanne zurückzublicken, die seit dem Anfang der Feldarbeiten verflossen ist, so gehen meine dankbaren Gedanken zu allen denen, die mir in meiner Arbeit mit Rat und Tat beigestanden haben.

In erster Linie will ich meinem Vater, Prof. ALEX. LUTHER danken, der die Arbeit mit nie versagendem Interesse verfolgt hat, der als Vorstand der Zoologischen Station Tvärminne mir während aller Feldarbeitsjahre Arbeitsplatz, Motorboote und Arbeitsgeräte zu Verfügung stellte und der auch die zeitraubende sprachliche Durchsicht des Manuskripts übernahm.

Von meinen akademischen Lehrern gebührt mein Dank vor allem Prof. ALVAR PALMGREN, der mich stets zur Durchführung der umfangreichen Arbeit ermutigt hat und der seine reiche Erfahrung mir immer zur Verfügung stellte.

In das Studium der Wasservegetation haben mich Prof. ERNST HÄYRÉN, Prof. KAARLO LINKOLA und Doz. CARL CEDERCREUTZ eingeführt. Prof. LINKOLA erreicht mein Dank nicht mehr. Prof. HÄYRÉN hat dazu unveröffentlichte Aufzeichnungen über die Wasservegetation der Umgebung der Stadt Ekenäs zu meiner Verfügung gestellt und Doz. CEDERCREUTZ hat, besonders im Anfang der Arbeit, Characeenbestimmungen überprüft. Prof. RISTO TUOMIKOSKI gewährte mir bereitwillig Einblick in seine damals noch unveröffentlichten Wassermoosuntersuchungen und hat mein gesamtes Moosmaterial bestimmt oder überprüft. Prof. HARALD LINDBERG hat mir anfangs viele wertvolle Winke für das Erkennen kritischer Wasserphanerogamen gegeben. Für Besprechungen vieler systematischer Fragen sowie für die Redaktion meiner Arbeit bin ich Dr. GUNNAR MARKLUND zu grösstem Dank verpflichtet.

Doz. ERKKI HALME stellte mir bereitwillig das hydrologische Material der Pojowiekexpedition 1936—37 zur Verfügung, was meine Arbeit in sehr hohem Grade förderte, ebenso ist mir seitens der Beamten des Instituts für Meeresforschung in Helsingfors stets liebenswürdige Hilfe in hydrologischen Fragen zu Teil geworden.

Für anregende Diskussionen über Wasservegetationsfragen bin ich besonders Prof. G. EINAR DU RIETZ (Uppsala), Doz. GUNNAR LOHAMMAR (Uppsala), Fil.lic. MATS WÆRN (Uppsala) und Oberassist. SIGURD OLSEN (Kopenhagen) dankbar.

Im J. 1939 war Tierarzt L. VASENIUS mein Exkursionsgefährte, in den Jahren 1945—47 meine Frau, die mir auch beim Niederschreiben der Arbeit in vielerlei Weise behülflich war. Ihnen danke ich für gute Hilfe und Kameradschaft.

Unterkunft für längere Zeit gaben mir während der Exkursionen in ihren gastlichen Heimen Landwirtschaftsrat und Frau NILS G. BORGSTRÖM, Baggbj, Frau SARA INDRENIUS, Sällvik und Volkshochschuldirektor P. E. LUNDBERG, Pojo.

Geldliche Unterstützung kam mir für die Arbeit seitens der folgenden Institutionen zu Teil: Die Universität Helsingfors, die Studentenkorporation Nylands Nation, Svenska Kulturfonden und Svenska Vetenskapliga Centralrådet. Ein Stipendium von der Nordenskiöld-samfundet ermöglichte es mir im Sommer 1949 in Dänemark und Südschweden Bekanntschaft mit der dortigen Brackwasservegetation zu machen.

Der Societas pro Fauna et Flora Fennica, die trotz der hohen Kosten meine umfangreiche Arbeit in ihrer Serie Acta Botanica Fennica aufgenommen und gut ausgestattet hat bin ich zu tiefem Dank verpflichtet, ebenso der Druckerei Tilgmann, die keine Mühe gescheut hat um allen meinen Wünschen nachzukommen.

Meine tiefste Dankbarkeit gebührt schliesslich meinen lieben Eltern, durch deren Fürsorge es mir überhaupt möglich war frei von drückenden wirtschaftlichen Umständen meine Arbeit durchzuführen.

Helsingfors im Sept. 1950.

Der Verfasser.





## Einleitung.

Finnland wird als »das Land der tausend Seen« bezeichnet. Seltener, aber mit ebenso grossem Recht, wird es »das Land der tausend Inseln« genannt. Die Seen und die Schären sind also hier in ganz besonderer Fülle vorkommende Forschungsgegenstände, deren Studium unseren Forschern besonders dankbare Aufgaben darbieten. Diese Tatsache wird, betreffs des Schärengebietes, von PALMGREN (1925, S. 16) hervorgehoben: »Ein Schärenarchipel von der Ausdehnung und Abwechslung wie derjenige Finnlands ist sonst nirgends zu finden. Er verpflichtet die Forschung des Landes, wissenschaftlich das aus ihm herauszuholen, wozu er ganz spezifische Voraussetzungen bietet«. Pflanzengeographische Untersuchungen aus verschiedenen Schärengebieten Finnlands sind auch seit den letzten Jahren des vorigen Jahrhunderts veröffentlicht worden. Den Anfang machte BERGROTH (1894) mit einer Schilderung des Grenzgebietes zwischen Åland und der Åbo-Gegend im Schärenmeer, übrige wichtigere Arbeiten sind die HÄYRÉNS (1900, 1902, 1914 u. s. w.) aus der Ekenäs-Gegend und (1909) aus dem Flussmündungsgebiet bei Björneborg, PALMGRENS (u. a. 1912, 1921, 1922, 1925, 1948) über die Verhältnisse auf den Ålandsinseln, BRENNERS (1916, 1921) aus dem Barö-sund-Gebiet in Westnyland, EKLUNDS (1931 u. s. w.) über das zentrale Schärenmeer, LUOTOLAS (1931) aus dessen nördlichen Teil, ULVINENS (1937) aus der Kotkagegend am mittleren Finnischen Meerbusen und VALOVIRTAS (1937) über das Schärengebiet im Kvarck bei Vasa. Die offenen Küstengebiete der Bottenwiek zwischen Torneå und Gamlakarleby (finnisch Kokkola), wo Schären nur vereinzelt vorkommen, sind von LEIVISKÄ (1902, 1908) untersucht. Die Wasserpflanzen sind in den oben genannten Arbeiten meistens nur nebenbei behandelt, ausführlicher werden sie nur von HÄYRÉN und ULVINEN berücksichtigt.

LINKOLA hat im Jahre 1932 ein Programm für eine vielseitige Untersuchung der höheren Wasserpflanzen und deren Vegetation veröffentlicht, und gleichzeitig hervorgehoben dass die damaligen Kenntnisse in dieser Beziehung sehr gering waren, sowohl betreffs des Süsswassers wie des brackischen Wassers. Seitdem sind recht viele Untersuchungen aus dem Bereiche der Binnenseen von LINKOLA und seinen Schülern veröffentlicht worden (s. auch CEDERCREUTZ 1947), so dass die diesbezüglichen Kenntnisse jetzt stark erweitert

sind. In der seit 1932 verflossenen Zeit ist aber, mit Ausnahme einiger kleinerer Mitteilungen, die oben erwähnte Untersuchung ULVINENS die einzige die die Wasserpflanzen des brackischen Küstenwassers berücksichtigt.

Die Ostsee<sup>1</sup> ist, wie von mehreren Forschern (u. a. VÄLIKANGAS 1933, REMANE 1934) hervorgehoben wird, das grösste in Verbindung mit den Ozeanen stehende Brackwassermeer der Welt. In anderen Brackwassergebieten ist der Übergang von Süsswasser zu Salzwasser meistens schroff, die Schwankungen sind gross und die übrigen Umweltfaktoren wechseln dort auf der kurzen Strecke des Salzgehaltwechsels recht wenig. Die Ostsee dagegen bietet, unter einer allmählichen Abstufung des Salzgehaltes den verschiedenen Küstenstrecken entlang auch einen mannigfaltigen Wechsel der übrigen Standortsfaktoren und eignet sich dadurch in besonderem Masse für ein Studium der Abhängigkeit der Lebewesen von der Salinität des Wassers. REMANE (1934, S. 34) hebt von zoologischem Gesichtspunkt aus hervor, dass die Durchforschung der Ostsee, trotz deren besonderer Wichtigkeit, noch als recht lückenhaft zu bezeichnen ist. Dasselbe gilt auch von der botanischen Durchforschung.

Das Hauptinteresse der über die Ostseeverhältnisse arbeitenden Botaniker wurde den Algen gewidmet. Auf die Ergebnisse der immerhin recht zahlreichen älteren algologischen Arbeiten fusst die von LAKOWITZ (1929) zusammengestellte »Algenflora der gesamten Ostsee«. Eine kurze Übersicht der Verbreitung der Algen im Verhältnis zu der Abstufung des Salzgehaltes wird von VÄLIKANGAS (1933) gegeben. In nächster Zukunft wird eine Arbeit von WÆRN über die Algenvegetation des Grenzgebietes zwischen der eigentlichen Ostsee und dem Bottnischen Meerbusen erscheinen (vgl. WÆRN 1948, 1950). Im Vergleich mit den Algen sind die höheren Wasserpflanzen — zu welchen in dieser Untersuchung ausser den Gefässpflanzen auch die betreffs ihrer Ökologie diesen nahestehenden Characeen und die Wassermoose gerechnet werden — im Bereiche der Ostsee gering an Zahl. Die meisten höheren Wasserpflanzen der Ostsee sind recht ausgesprochene Süsswasserarten, die dadurch auf Gebiete mit stark ausgesüßtem Wasser beschränkt sind. Folglich ist der Anteil der höheren Wasserpflanzen an der Vegetation der übrigen Teile der Ostsee oft physiognomisch recht unbedeutend, wozu noch das Fehlen geeigneter Standorte auf weiten Strecken beiträgt. Diese Tatsachen, sowie vor allen Dingen die Schwierigkeiten die mit der Erforschung der höheren Wasservegetation verknüpft sind, sind wohl die Ursachen weshalb recht wenige Untersuchungen diesbezüglicher Probleme veröffentlicht worden sind. Eine

<sup>1</sup> Die Benennung »Ostsee« wird in der vorliegenden Arbeit nach VÄLIKANGAS (1933, S. 65) als identisch mit dem Begriff »das Baltische Meer« EKMANS (1931, S. 164) verwendet. Die Ostsee umfasst also das Gebiet nach innen von der Grenze zwischen Kattegatt und den dänischen Sunden. Im übrigen wird die Terminologie EKMANS befolgt.

Übersicht der Kenntnisse von der Verbreitung der Salzwasserarten sowie der »Brack- (und Süß-)wasserarten» der höheren Wasserpflanzen in den Fennoskandien und Dänemark umgebenden Meeren wird von SAMUELSSON (1934) gegeben. Da aber das Hauptgewicht in dieser Übersicht auf die Gesamtverbreitung der Arten in Nordeuropa gelegt wird, werden die Verhältnisse in der Ostsee nicht als Ausgangspunkt genommen. Eine kurze Übersicht der Verbreitungsgrenzen der Characeen in der Ostsee wird von OLSEN (1944) gegeben.

Immer noch fehlt, wie VÄLIKANGAS (1933, S. 76) hervorhebt, eine zusammenfassende Übersicht, »wo die zahllosen Einzelbeobachtungen und lokalen Untersuchungen an den Küsten der verschiedenen Ostseeländer nach einheitlichen Gesichtspunkten geordnet zu einer allgemeinen Darstellung der Abhängigkeitsverhältnisse der Süßwasserphanerogamen<sup>1</sup> von der Höhe des Salzgehaltes bewertet sein würden». Eine derartige Übersicht kann aber nicht nur auf öfters recht zufälligen Einzelbeobachtungen fassen. Erst wenn von einigen geeigneten Gebieten Untersuchungen über die höheren Wasserpflanzen vorliegen, bei denen der Salzgehalt des Wassers und die Ökologie der Wasserpflanzen berücksichtigt werden, können auch die zufälligen Beobachtungen richtig bewertet werden. Es wurde schon hervorgehoben, dass die Zahl der Untersuchungen dieser Art eine recht geringe ist. Aus dem Bereich der inneren Teile der Ostsee ist in dieser Hinsicht nur die schon erwähnte Arbeit ULVINENS (1937) zu nennen (sowie die allerdings extensivere Untersuchung HÄYRÉNS (1949) aus Stor-Pernåviken). Das Arkonabecken, die Beltsee und der dänische Teil des Kattegatt mit seinen innen meist ausgesüßten Fjorden können hier zusammengefasst werden, da die Lebensverhältnisse der höheren Wasserpflanzen in diesem Gebiete recht gleichartig sind. Die oft geringe Tiefe und lose Bodenbeschaffenheit sind für das Vorkommen höherer Wasserpflanzen günstig. Aus diesem Gebiete liegen auch mehrere diesbezügliche Untersuchungen vor. Die älteste etwas ausführlichere Arbeit ist die von PORTER (1894) aus dem haffähnlichen Flussmündungsgebiet zwischen Rostock und Warnemünde. Die spärlicheren Angaben von STAMMER (1928) aus dem Greifswald-Gebiet und von TRAHMS (1940) aus dem Jasmunder Bodden sind recht ähnlicher Natur. Ausser diesen Arbeiten ist aus dem Arkonabecken nur OLSENS (1945) Darstellung der Verhältnisse im Præstø Fjord auf der Ostküste Seelands zu nennen. WARMING (1906) hat die älteren Angaben aus Dänemark zusammengestellt, OSTENFELD (1908) eine eingehende Untersuchung der *Zostera*-Bestände der dänischen Fahrwasser sowie (1918) eine ausführliche Arbeit über die Wasserpflanzen im Randers-Gebiet am Katte-

---

<sup>1</sup> Das gesagte gilt im gleichen Masse auch für die Salz- und Brackwasserphanerogamen des Ostseegebietes.



gatt, wo ein stufenweiser Wechsel von süßem bis zu salzigem Wasser vorkommt, veröffentlicht. Eine sich an einen Bericht von MAGNUS (1875, S. 1) anschliessende Untersuchung HOFFMANNs (1937) über die Vegetation in der Schlei in Schleswig schliesst sich OSTENFELDs letzterwähnter Arbeit an. OLSEN (1944) gibt einen ausführlichen Bericht über Verbreitung und Ökologie der Characeen an den Küsten Dänemarks. Die drei grossen Haffe an der Südküste der Ostsee, in denen zwar Salinitätsschwankungen vorkommen, die aber doch für Salzgehaltstufungen berücksichtigende Vegetationsuntersuchungen geeignet scheinen, sind, soweit mir bekannt ist, in dieser Hinsicht nicht durchforscht. Dagegen sind viele hydrologische Untersuchungen in den Haffen ausgeführt worden. Aus der Danziger Bucht liegen einige orientierende Arbeiten vor (BURSA & H. & R. J. WOJTUSIAK 1939, 1948; KORNAŚ & MEDWECKA-KORNAŚ 1949, 1950). Den Darstellungen der Verhältnisse in der dänischen Beltsee schliessen sich die Untersuchungen der Brackwasserbucht Ringkøbing Fjord (wo die Gezeiten sehr gering sind) an der Westküste Jütlands recht eng an (MENTZ 1900, IVERSEN 1934).

Ausserhalb der Ostsee sind Brackwassergebiete nur in kleinerem Umfang vorhanden, hauptsächlich in Flussmündungsgebieten (siehe z.B. FASSETT 1928). Die Bodentopographie ist an den Küsten der Weltmeere oft für das Vorkommen von Brackwassergebieten ungünstig, da grössere Tiefen oft unmittelbar an die Küsten grenzen. Die Gezeiten spielen an den Küsten der Weltmeere und der Nordsee auch in den Brackwassergebieten eine grosse Rolle, nicht nur weil der lose Boden in Bewegung gehalten wird und dadurch weniger für Pflanzenwuchs geeignet ist, sondern auch weil die stetige Durchmischung des Wassers recht grosse Salzgehaltsschwankungen hervorruft (z.B. NIENBURG & KOLUMBE 1931). Dieses muss bei dem Vergleich der Vorkommnisse von Brackwasserpflanzen in Gebieten mit und ohne Gezeiten beachtet werden. Aus dem Bereiche der Nordsee sind zwei Untersuchungen über das Verhalten der höheren Wasserpflanzen zu den Salzgehaltstufungen zu nennen: VAN GOORS (1922) Untersuchung der Verhältnisse in der Zuiderzee vor der Absperrung und NIENBURG & KOLUMBES (1931) Schilderung eines Brackwasserwattes im Elbmündungsgebiet.

Am ehesten den Ostseeverhältnissen ähnlich sind die Verhältnisse in solchen norwegischen Fjorden, deren innerer Teil durch seichte Schwellen (eiszeitliche Endmoränen) abgegrenzt ist, wodurch eine deutliche Salinitäts-schichtung innerhalb der Schwelle vorkommt (z.B. KILLINGSTAD 1946). Das süsse Wasser der Zuflüsse fliesst über das salzigere Wasser hinweg und mit diesem nur wenig vermischt über die Schwelle und erst jenseits von dieser kommt eine gründlichere Durchmischung mit dem Meerwasser zustande.

Da die meisten höheren Wasserpflanzen der Ostsee, wie schon oben hervorgehoben wurde, recht ausgesprochene Süsswasserarten sind, und mehrere

Salz- und Brackwasserarten an den äusseren Grenzen der Süsswasserarten vorbei einwärts vordringen, sind Untersuchungen über das Verhalten der höheren Wasserpflanzen zum Salzgehalt in derartigen Gebieten mit sich überschneidenden Grenzen besonders aufschlussreich. Solche Grenzgebiete von grossem Umfange sind der Finnische und der Bottnische Meerbusen. Dieses wird auch von MONTFORT (1927, S. 449) hervorgehoben: »Setzen wir die Ostsee ökologisch einem tiefeinschneidenden und innen durch Flüsse ausgesüsstcn Fjord der norwegischen Westküste gleich, dessen ökologisches Äquivalent sie ja tatsächlich in vieler Hinsicht darstellt, dann gewinnen die Vegetationsverhältnisse am Finnischen und Bottnischen Meerbusen eine besondere Bedeutung». Da die Kenntnisse der Verbreitung der höheren Wasserpflanzen in den beiden Meerbusen aber recht lückenhaft sind, und da in so grossen Gebieten die Einwirkung mancherlei anderer Standortsfaktoren schwer zu überblicken sein kann, empfiehlt es sich eine ausführliche Untersuchung dieser Art in einem kleineren Gebiet mit gleichartiger Salzgehaltstufung auszuführen und dann zu versuchen die Ergebnisse auf die Verhältnisse in den beiden Meerbusen zu übertragen. Die Bedeutung genauer Detailuntersuchungen kleiner Gebiete für das Verständnis der Verbreitung der Arten im Grossen wird besonders von PALMGREN (z.B. 1921, 1922, 1925, 1948) hervorgehoben.

Das zu wählende Untersuchungsgebiet müsste, unter genügend grosser Abwechslung der übrigen Standortsfaktoren, eine über eine genügend lange Strecke sich ausdehnende, stufenweise verlaufende Zunahme des Salzgehaltes des Wassers darbieten. ULVINENS (1937) Untersuchungsgebiet, die Kotkagegend, ist in dieser Beziehung nicht günstig. Das Schärengcbiet ist dort offen und inselarm, wodurch die Übergangszone zwischen dem schon etwas ausgesüsstcn Brackwasser des Finnischen Meerbusens und dem Süsswasser der Flussmündung recht schmal ist. Ein für eine solche Untersuchung sehr geeignetes Gebiet ist dagegen die an der Mündung des Finnischen Meerbusens gelegene, in das Festland tief einschneidende Pojowiek und ihre Fortsetzung durch den Schärenhof Westnylands bis zum offenen Meer: das Gebiet der vorliegenden Untersuchung. Als erster wies HÄYRÉN (1910a) darauf hin, dass dieses Gebiet eben in dieser Hinsicht sehr günstig ist. Später wird dasselbe von MONTFORT (1927, S. 451) hervorgehoben: »Alle diese Dinge sind aber in ihrer Abhängigkeit vom Salzgehalt und unter Vergleich möglichst verschiedener Gegenden nur sehr mangelhaft untersucht. Für die finnischen Algologen und Pflanzeogeographen wäre es z.B. eine dankenswerte Aufgabe die Vegetation in der tiefeinschneidenden schmalen Pojoviken bei Ekenäs eingehender zu untersuchen, wo, wie ich selbst sah, *Fucus vesiculosus* etwa bei 3 ‰ Salzgehalt seine Grenze findet, die an der Felsenküste und in völlig klarem Wasser unter Ausschaltung jeglicher Konkurrenz direkt ökologisch

durch den Salzangel bedingt ist.»<sup>1</sup> Ein grosser Vorteil ist, dass die Pojowiek und ihre Fortsetzung zum offenen Meere hin das in hydrographischer Hinsicht am besten untersuchte Schärengbiet Finnlands ist, HALME (1944) nennt es »klassischer Boden auf dem Gebiet der finnischen Brackwasserforschung».

## Das Untersuchungsgebiet.

### Lage.

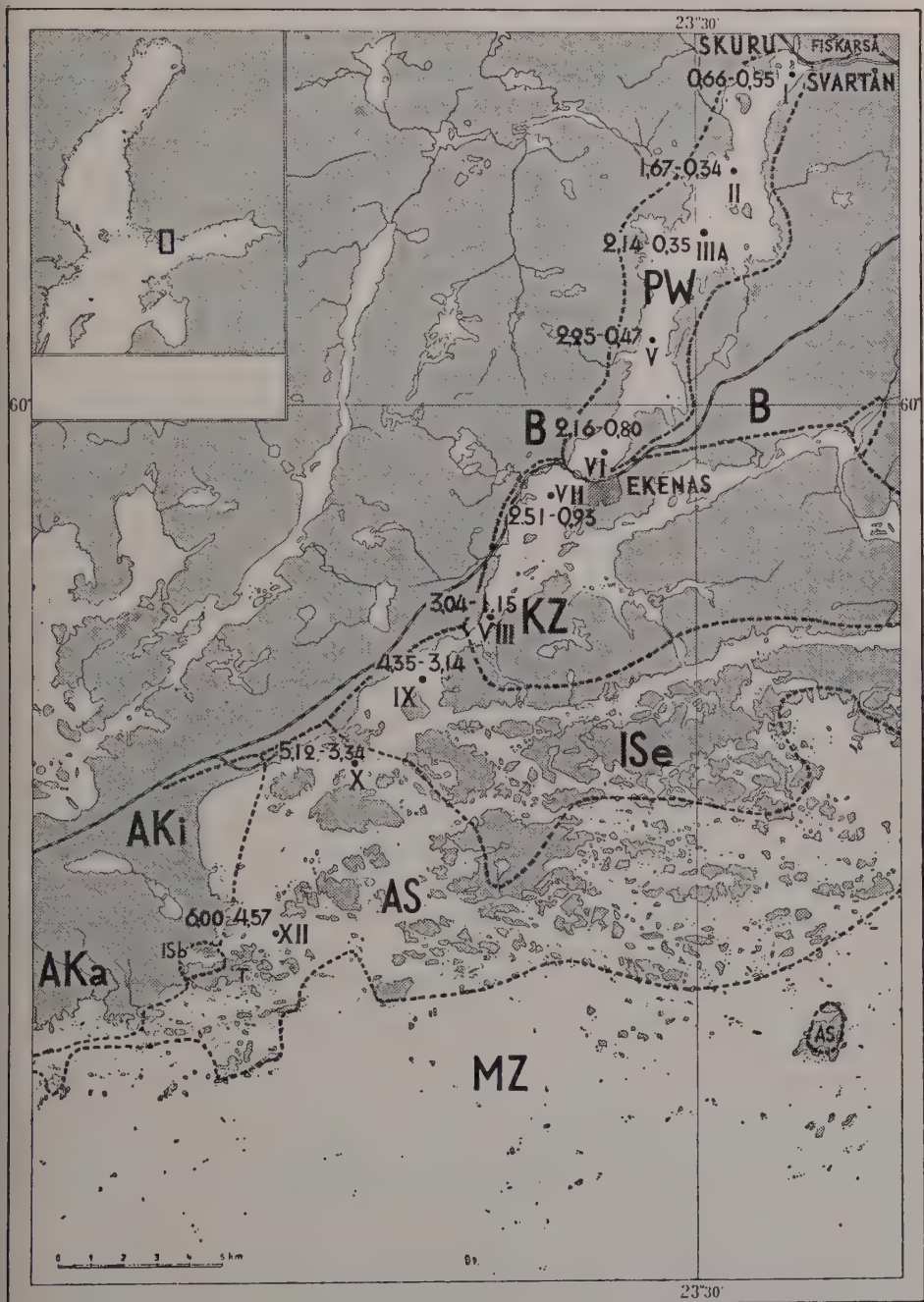
Das Untersuchungsgebiet ist an der Grenze des Finnischen Meerbusens gegen die eigentliche Ostsee, im westlichen Teil des Läns (Regierungsbezirks) Nyland gelegen. Der Ostküste der Hangö-Halbinsel, der südlichsten Spitze des finnischen Festlandes, entlang erstreckt sich durch das Schärengbiet eine Tiefenrinne zur Stadt Ekenäs (finnisch Tammisaari), wo die Rinne durch den quer zu ihr verlaufenden Lojo-Os fast ausgefüllt ist. Nördlich der Schwelle bei Ekenäs erreicht die Rinne wieder grössere Tiefe und setzt sich unter dem Namen Pojowiek<sup>2</sup> bis zur Eisenbahnstation Skuru (finnisch Pohjankuru) fort. Diese Tiefenrinne und das Schärengbiet in ihrer Nähe bilden das Untersuchungsgebiet. Der südlichste Klack<sup>3</sup>, von welchem das Territorialwasser Finnlands gerechnet wird, ist ausserhalb Segelskär auf 59° 45' 12" n. Br. gelegen, Skuru am Nordende der Pojowiek liegt auf 60° 06' n. Br., der Abstand in Süd-Nordrichtung beträgt somit 39,5 km. Administrativ liegt das Gebiet grösstenteils innerhalb der Landgemeinde Ekenäs und des Kirchspiels Pojo, die Stadt Ekenäs liegt im Gebiete. Ferner gehört ein Teil des Südoststrandes der Hangö-Halbinsel zum Kirchspiel Tenala. In biogeographischer Beziehung liegt das Gebiet an der Grenze zwischen den naturwissenschaftlichen Provinzen Regio aboënsis (gekürzt AB) und Nylandia (gekürzt N). Das Kirchspiel Pojo, mit Ausnahme der vom übrigen Kirchspiel gesonderten Insel Ekö südlich von Lappvik, gehört zur Regio aboënsis, der übrige Teil des Gebietes zu Nylandia (vgl. Karte 2, S. 185).

<sup>1</sup> vgl. jedoch Teil II, S. 49.

<sup>2</sup> Der schon eingebürgerte Name Pojowiek (z.B. bei WITTING 1914, BUCH 1914, GRANQVIST 1914, 1938, 1948a, LEVANDER 1915, SUNDSTRÖM 1927 und HÅKAN LINDBERG 1937) wurde von MÖLDER (1943), HALME (1944) und HALME & KAARTOTIE (1946) ohne nähere Motivierung durch den Namen Pojo-Bucht ersetzt. In der vorliegenden Arbeit wird der Name Pojowiek gebraucht da mit einer Bucht wohl meistens eine offene, mehr oder weniger sanft abgerundete Ausbuchtung gemeint wird, was in diesem Falle nicht zutreffend ist, da die Pojowiek den Charakter eines Fjords trägt, was auch von HALME (1944, S. 8) erwähnt wird.

<sup>3</sup> In Bezug auf die Benennung der verschiedenen Inselkategorien wird der Einteilung SUNDSTRÖMS (1927, S. 9) gefolgt.





Karte 1. Schärenzonen, hydrographische Stationen und Salinitätsschwankungen an der Oberfläche im Sommerhalbjahr (Näheres im Text).

## Schärenzonen und Oberflächengestaltung.

Die grundlegende Arbeit HÄYRÉNS (1900, 1903) über die geographischen Zonationsverhältnisse der Schärengebiete fusst auf Beobachtungen in dem Schärengebiet von Ekenäs. Später sind die Verhältnisse im Gebiet der vorliegenden Untersuchung von diesem Ausgangspunkt aus mehrmals behandelt worden. So hat HÄYRÉN (1913, 1931a, 1940, 1948) etwas ausführlichere Schilderungen der Schärenzonen veröffentlicht und SUNDSTRÖM (1927) das Vogelleben in den Schärenzonen behandelt. In der hier folgenden Schilderung können die Verhältnisse an Land, da sie ja in grossen Zügen in den oben erwähnten Arbeiten beleuchtet wurden, grösstenteils fortgelassen und das Hauptinteresse den Verhältnissen im Wasser gewidmet werden.

Die *Meereszone*<sup>1</sup> (vgl. Taf. I: 1) ist die äusserste, etwa 10 km breite Zone. Hier kommen zwischen den ausgedehnten Wasserflächen spärlich zerstreute, kleinere waldlose Klacke und Kobbe vor. Die glatten, blankgeschliffenen Strandfelsen sind für die Zone charakteristisch, der Strand ist steil und tief. Das Meer ist hier fast Tag und Nacht in Bewegung, auch bei Windstille herrscht Brandung. Die losen Bestandteile des Strandes sind gewöhnlich von der Brandung ausgewaschen. Ein für höhere Wasserpflanzen geeignetes Substrat kommt nur selten vor, die Wasservegetation besteht in 1—8 m Tiefe fast ausschliesslich aus Algen, vornehmlichst *Fucus vesiculosus*. Selten kommen zwischen den Felsen eingeschlossene, flache kleine Buchten mit Grus- und Sandboden vor, die auch Wasserphanerogamen beherbergen können. Abwärts wird *Fucus* durch Rotalgen ersetzt (Angaben über die Algenvegetation der Schärenzonen werden von HÄYRÉN (1931a, S. 490) gegeben). Die Wassertiefe ist in dieser Zone durchschnittlich 25—35 m, in der Nähe von Segelskär ist eine Tiefe von 64 m vermessen worden. Das Wasser ist klar, die Salinität 5—6‰<sup>2</sup>. Die Landvegetation der Meereszone ist von HÄYRÉN (1914) ausführlich beschrieben worden.

Innerhalb der Meereszone folgt die *äussere Schärenzone* (vgl. Taf. II), deren äussere Grenze über die äussersten waldbedeckten Schären<sup>3</sup> verläuft.

<sup>1</sup> Der Begriff »Meereszone« wird z.B. von SUNDSTRÖM (1927), HÄYRÉN (1931a, 1940) und HÅKAN LINDBERG (1937) für die äusserste Schärenzone verwendet. Leider wird dieser durch die obigen Arbeiten schon eingebürgerte Begriff von HALME (1944) und HALME & KAARTOTIE (1946) als Synonym mit dem Begriff »Schärenzone« gebraucht, was Unklarheit verursachen kann. Die »Meereszonen« HALMES entsprechen den folgenden Zonen HÄYRÉNS: M I = Küstenzone, M II = innere Schärenzone, M III = äussere Schärenzone, M IV = Meereszone.

<sup>2</sup> Die Salinitätsangaben beziehen sich hier auf das Sommerhalbjahr, s. S. 26.

<sup>3</sup> HÅKAN LINDBERG (1937, S. 540) hat die Grenze erst innerhalb dieser Schären (Storlandet, Långskär) gezogen. Die innere Seite der betreffenden Schären gehört aber schon deutlich zur äusseren Schärenzone, wohin sie auch von HÄYRÉN geführt wird.

Die Gesamtlandfläche beträgt die Hälfte oder etwas mehr vom ganzen Areal. Die Zahl der gewöhnlich recht kleinen Schären ist gross. Die Strände sind nicht so steil wie in der Meereszone, nur selten sind sie aber flach. Stein- und Sandstrände wechseln mit den felsigen Stränden ab. Auch hier spielen die Algen die grösste Rolle in der Wasservegetation. *Fucus vesiculosus* ist auch in dieser Zone die Charakterart unter den Wasserpflanzen. Auf Grus-, Sand- und Gytjaboden wachsen hier auch Wasserphanerogamen, vornehmlich Brackwasserarten. Die Rotalgen kommen in dieser Zone spärlicher vor. Die Gewässer sind schon etwas seichter, nur selten kommen Tiefen über 20 m vor. Die Salinität ist bereits etwas geringer, 4—5,5 ‰. Die Dünung macht sich nur in den äussersten Teilen der Zone bemerkbar, aber der Wellenschlag kann in Sunden und auf Fjärden<sup>1</sup> doch recht beträchtliche Stärke erreichen. In dieser Zone wohnt die Fischerbevölkerung, Ackerbau wird nur in sehr bescheidenem Masse betrieben. Die durchschnittliche Breite der äusseren Schärenzone ist 5—6 km.

Die *innere Schärenzone* (vgl. Taf. III) besteht hauptsächlich aus Land, die Gewässer nehmen nur ein Viertel der Gesamtfläche ein. Die grossen Inseln bestehen aus mehreren ehemaligen Kleininseln, die durch die Landhebung verbunden wurden. Die Sunde sind schmal, die Strände nur selten steil. Der Wellenschlag ist nicht mehr stark und wäscht hier nicht mehr loseren Boden auf grössere Tiefen ab. Seichte, offene Wasserflächen (von der Bevölkerung »Flada« genannt) mit Gytjaboden und Phanerogamen- und Characeenvegetation sind für die Zone typisch. *Phragmites*, der in der äusseren Schärenzone nicht allgemein war, kommt hier oft vor. Anhaftender *Fucus* ist schon selten und bildet keine grösseren Bestände aus. Das Wasser ist noch recht klar, die Salinität schwankt im Sommerhalbjahr zwischen 3,5 und 5,25 ‰. Die Wassertiefe ist selten 10 m, im Mittel 4—5 m. Die Fischerei ist hier noch ein wichtiger Nahrungszweig aber der Ackerbau hat stark an Bedeutung zugenommen. Diese Zone ist 4—5 km breit.

Die innerste Schärenzone, von HÄYRÉN *Küstenzone* (von SUNDSTRÖM innerste Zone) genannt, umfasst das Gebiet von den grössten, innersten Inseln (Degerö-Gullö), bis zur Festlandküste. Auch hier nehmen die Gewässer nur ein Viertel der Gesamtfläche ein, aber die Vereinigung der Inseln ist noch weiter fortgeschritten. Die grossen Inseln machen schon durchaus einen Festlandseindruck. Felsstrände sind selten, wo sie vorkommen ist das Wasser seicht, Wiesenstrände sind dagegen gewöhnlich. Zwischen den Inseln und dem Festlande öffnen sich seichte, von grossen *Phragmites*-Beständen umsäumte Fjärde und »Flador». Das Wasser ist trüb, die Salinität niedrig. Das Süsswasserelement in der Wasservegetation nimmt stark an Bedeutung zu, die ausgeprägten Meeresformen fehlen

<sup>1</sup> Fjärde werden grössere, im Schärengebiet gelegene offene Wasserflächen genannt.



fast gänzlich. Fischerei wird nur als Nebenberuf betrieben, der Ackerbau ist Hauptberuf der Bevölkerung. Die Breite der Zone ist 5—6 km.

Nach der Küstenzone nimmt SUNDSTRÖM (1927) als letzte Zone das *Binnenland* ohne Küstengebiet auf. Diese Zone fällt ausserhalb des Bereichs dieser Untersuchung.

Die obige Schilderung entspricht den Verhältnissen im Schärenhof südlich von Ekenäs. Die von Tvärminne über Ekenäs und durch die Pojowiek verlaufende Tiefenrinne und der Lojo-Os verändern etwas die Zonationsverhältnisse in den westlichen Teilen des Schärenhofes. Die parallele Streckung der Schärenzonen südlich von Ekenäs, wo sie typisch ausgebildet sind, wird durch das Vorkommen von 4 parallelen, hauptsächlich in west-östlicher Richtung verlaufenden Sunden bedingt. Alle diese Sunde zeigen eine ebene Bodenkonfiguration. Der innerste Sund verläuft in der Küstenzone zwischen der Grossinsel Degerö-Gullö und dem Festlande und ist 3—4 m tief, der zweite, in der inneren Schärenzone zwischen Degerö-Gullö und den Grossinseln Skäldö und Torsö, die Tiefe ist hier 6—7 m. Der dritte, im Mittel 9 m tiefe Sund ist an der Grenze zwischen der inneren und der äusseren Schärenzone, zwischen den Inseln Hermansö, Danskog, Ängholm und Baggön auf der Nord- und Elgö auf der Südseite gelegen, der äusserste, vierte Sund wieder in der äusseren Schärenzone südlich von Elgö und Julö, nördlich von Hästö und ist 20—30 m tief. Durch den zweiten und vierten verlaufen die jetzigen Schärenfahrwasser und auch die beiden anderen haben früher als Fahrwasser gedient. HULT (1897, S. 8) erwähnt diese Sunde als Beispiele präglazialer Verwerfungsgräben, eine Schilderung der Sunde wird von HÄYRÉN (1902) gegeben. Diese Klufttäler schräg in südwestlich-nordöstlicher Richtung überquerend liegt die Tiefenrinne Tvärminne—Skuru, die auch ein grosser präglazialer Verwerfungsgraben ist (FROSTERUS 1916, S. 1). Parallel mit diesem Graben erstreckt sich auf der Westseite der Hangö-Halbinsel der Verwerfungsgraben der Gennarbywiek. Die Tiefenangaben der Seekarte bestätigen den Verwerfungsgraben-Charakter der Tvärminne—Skuru-Tiefenrinne. Vom Tvärminne Storfjärd mit einer Tiefe von 38 m verläuft die Rinne an Hermansö (32 m), Järnö (34 m) und Björnholm (22 m) vorbei nach Vitsand, wo sie in dem 100 m breiten Sund 15 m tief ist. Hier ist die Rinne schon teilweise durch den Lojo-Os ausgefüllt, nördlicher nimmt die Tiefe noch ab: 12 m bei Leksvall, 3 m bei Ekenäs<sup>1</sup>, wo der Kamm des Oses den Graben durchquert und wo die Schwelle der Pojowiek (HÄYRÉN 1910a, WITTING 1914) gelegen ist. Weiter nördlich nimmt die Tiefe wieder zu: Österby 8 m, Sällvik 40 m (WITTING 1914, die grösste Tiefe der Pojowiek), Mörby 26 m, Spakanäs 17 m (WITTING 1914), Estböle 13 m und im Hafen von Skuru 7 m (eigene Messung).

<sup>1</sup> Ein schmales Fahrwasser ist jedoch auf 6 m vertieft worden.

Der Lojo-Os ist der südwestlichste Ausläufer der Salpausselkä I -Endmoräne. Der Abschnitt Karis—Hangö des Oses wird von HAUSEN (1931) beschrieben. Mancherorts lässt der Lojo-Os nur schwer seine Zugehörigkeit zu dieser gewaltigen Endmoräne erkennen, indem er sich stellenweise zu flachen Sandfeldern ausbreitet. Von Lojo (finnisch Lohja) zieht sich der Os über Karis in südwestlicher Richtung und zwingt bei Karis den Fluss Svartån (finnisch Mustionjoki), den Abfluss des Lojo-Seebeckens, sich nach Westen zu biegen und in den innersten Teil der Pojowiek auszumünden. Der Os verläuft weiter nach Ekenäs, wo die ganze Stadt auf ihm gebaut ist, und senkt sich, wie oben erwähnt, unter die Wasseroberfläche da er nicht den Verwerfungsgraben gänzlich zu füllen vermocht hat. Bei Trollböle tritt der Os wieder zu Tage und folgt dem Strand über Vitsand nach Lappvik, hat aber noch einen Teil des Verwerfungsgrabens gefüllt, wodurch die Strandböschung recht steil ist. Südwestlich von Lappvik erweitert der Os sich zu der langgestreckten, dreieckigen Ebene zwischen Lappvik, Tvärminne und Hangö. Der Strand des Tvärminne Storfjärds fällt noch steil ab, weshalb FROSTERUS (1916, S. 1) vermutet, dass die Hangö-Halbinsel hier den äussersten Teil des Verwerfungsgrabens in sich eingebettet hat. Der Südstrand zwischen Tvärminne und Hangö hat dagegen eine sanfte Neigung.

Der Verwerfungsgraben Tvärminne—Skuru und der Lojo-Os gestalten die Schärenzonen einigermaßen um. Die Tiefenrinne ermöglicht die Einwirkung maritimer Faktoren weiter einwärts als dort, wo nur Täler in der Längsrichtung vorhanden sind. Folglich verlaufen hier die Grenzen zwischen der Küstenzone, der inneren und der äusseren Schärenzone senkrecht gegen das Quertal anstatt parallel zu den Tälern in der Längsrichtung. So wird Odensö, die eine Fortsetzung der Grossinsel Degerö-Gullö ist, von HÄYRÉN (1931a) zur inneren Schärenzone gerechnet. Die grösseren Inseln Järnö, Ekö, Hermansö und Koö, die in normalem Falle zur inneren Schärenzone gehören würden, werden zur äusseren Schärenzone geführt (der nordöstliche Teil von Järnö hat jedoch eher Innenschärencharakter).

Die oben beschriebenen Grenzen der Schärenzonen sind die von HÄYRÉN (1931a) angegebenen und nach den allgemeinen Verhältnissen im Schärengebiet gezogen, dabei wurden die Pojowiek und die Hangö-Halbinsel als abweichende Einheiten nicht beachtet. SUNDSTRÖM (1927) bemerkt, dass die Hangö-Halbinsel zu keiner dieser Zonen gerechnet werden kann und bezeichnet den südlich von Lappvik gelegenen Teil der Halbinsel als das Tvärminnegebiet. Dieses Gebiet ist nicht mit den Schärenzonen vergleichbar, sondern von dem ausgebreiteten äussersten Teil der Endmoräne Salpausselkä gebildet, die in sich die Inseln und Schären, die sonst Schärenzonen hier gebildet hätten, eingebettet hat. Die inneren Teile der Halbinsel bestehen aus einer mageren Kiefernheide und Sümpfen. Der Strand ist morphologisch gänzlich

andersartig als die Strände der übrigen Zonen, aus reinem Sand bestehend (vgl. Taf. I: 2). Die äussere Schärenzone ist ausserhalb des Sandstrandes westlich von Tvärminne nur fragmentarisch vertreten. Dadurch ist der Wellenschlag recht stark und der Sand wird in Bewegung gehalten. Diese Zone bietet also den Wasserpflanzen nicht das unbewegliche Substrat der übrigen Zonen dar. Die Salinität und Transparenz des Wassers sind die selben wie in der äusseren Schärenzone. HÅKAN LINDBERG (1937) hat diese Zone *äussere Küstenzone* genannt. Diese Benennung kann auch in anderen Schärenarmen Gebieten, wie z.B. am Bottnischen Meerbusen, in gleichartigen Verhältnissen verwandt werden.

HÅKAN LINDBERG (1937) rechnet nur die Südküste der Hangö-Halbinsel zur äusseren Küstenzone. Der Sandstrand am Tvärminne Storfjärd auf der Ostseite der Halbinsel, zwischen Tvärminne und Lappvik, ist aber recht ähnlicher Natur, fremd für normale Verhältnisse in der äusseren Schärenzone. Es scheint mir natürlicher zu sein, auch diesen Sandstrand zur äusseren Küstenzone zu rechnen. Hierdurch wird das ganze, in geographischer Hinsicht einheitliche Dreieck Lappvik—Tvärminne—Hangö zu einer Zone geführt. Die innere Grenze der äusseren Küstenzone wird in der vorliegenden Untersuchung durch den Hafen von Lappvik gezogen, von wo an die starke Einwirkung des Wellenschlages einwärts aufhört und der Sand infolge dessen weniger beweglich wird und eine Detrituseinmischung behalten kann. Da die Verhältnisse in den beiden von der Insel Tvärminneön von einander getrennten Teile des Strandes der äusseren Küstenzone doch nicht ganz gleichartig sind, empfiehlt es sich die Zone in einen äusseren und einen inneren Teil zu gliedern. Die litorale und supralitorale Strandvegetation der Sandstrände in dieser Zone wird von LEMBERG (1928) geschildert.

Die Insel Tvärminneön wurde früher nur durch einen schmalen, verlandenden Sund vom Festlande getrennt, vor etwa 20 Jahren wurde aber ein den Verkehr vermittelnder Damm gebaut. Schon früher bildete der Sund in seinem nördlichen Teil eine seichte, geschützte *Byviken* genannte »Flada«, ähnlich den in der inneren Schärenzone vorkommenden. Diese Ähnlichkeit ist nach dem Verschluss des Sundes noch stärker geworden so dass hier jetzt eine kleine gesonderte innere Schärenzone abgesondert worden ist.

HÄYRÉN (1931a) rechnet die *Pojowiek* zur Küstenzone, SUNDSTRÖM (1927) behandelt sie nicht da sie nicht zu seinem Gebiet gehört. HÅKAN LINDBERG (1937) sondert die *Pojowiek* von der Küstenzone ab und teilt sie in zwei gleich grosse Zonen, eine innere und eine äussere, ohne die Grenze zwischen den beiden Zonen näher zu motivieren. Es wurde schon hervorgehoben dass die *Pojowiek* durch eine seichte und schmale Schwelle vom Schärengebiet gesondert ist. Ihr Milieu ist in höherem Grade ein Binnenlandmilieu und die Strände sind der ganzen Wiek entlang recht gleichartig. Die Felsen, die in



den Schären bis zur Basis blossgelegt waren, sind hier oft von losem Material bedeckt. Die für das Gebiet zwischen den beiden Salpausselkä-Endmoränen charakteristischen Tonablagerungen spielen auch hier eine grosse Rolle während Tonböden im Schärengebiet an den Ufern nur vereinzelt vorkommen. Die Pojowiek nimmt in ihrem Nordende einen starken Süsswasserzufluss auf, steht aber andererseits im Süden bei Ekenäs in offener Verbindung mit dem Meere. Die Wiek hat, trotz der offenen Verbindung, ihren eigenen hydrologischen Jahreszyklus. Alle diese Faktoren sprechen für die Abtrennung der Pojowiek von der Küstenzone. WITTING (1914) hebt hervor, dass die weit einschneidende und tiefe, aber mit einer seichten Schwelle versehene Pojowiek recht einzigartig unter unseren Meereswiekien ist. Gewissermassen erinnert sie durch die Tiefenverhältnisse, durch das Verhalten zu der umgebenden Landschaft und nach HALME (1944, S. 78) auch durch die Hydrologie, an die norwegischen Fjorde. Die geomorphologischen Verhältnisse wechseln in den verschiedenen Teilen der Pojowiek recht wenig. Die Pojowiek wird hier als eine den Schärenzonen gleichwertige Zone aufgefasst (vgl. Taf. IV).

Die von HÄYRÉN (1902) eingehend untersuchte, von mir nicht besuchte Festlandswiek Broviken östlich von Ekenäs, die einen recht starken Süsswasserzufluss aufnimmt, erinnert durch das Vorkommen von in der Küstenzone fehlenden Süsswasserpflanzen an die Pojowiek und wird deshalb bei der Behandlung der Verbreitung der Wasserpflanzen der Pojowiek zur Seite gestellt.

In der vorliegenden Untersuchung wird also das Untersuchungsgebiet in die folgenden Schärenzonen gegliedert (eingeklammert die gebrauchten Abkürzungen):

- Die allgemeinen Schärenzonen:
1. Die Meereszone (MZ)
  2. Die äussere Schärenzone (AS)
  3. Die innere Schärenzone (IS)
    - a. Die eigentliche innere Schärenzone (ISe)
    - b. Byviken in Tvärminne (ISb)
  4. Die Küstenzone (KZ)
  - (5. Das Binnenland)
- Spezialzonen:
6. Die äussere Küstenzone (AK)
    - a. Äusserer Teil (AKa)
    - b. Innerer Teil (AKi)
  7. Die Pojowiek (PW) (und Broviken)

Der Name Pojowiek ist nicht immer im gleichen Sinne gebraucht worden. Der Name wird in dem Sprachgebrauch der Gegend und auf den Karten für die Wiek zwischen Skuru und der Schwelle bei Ekenäs gebraucht. HÄYRÉN (1910a) spricht aber von der Pojowiek in weitem Sinne (die ganze Tiefenrinne Tvärminne—Skuru) und der Pojowiek in engem Sinne (nördlich von Ekenäs) und MÖLDER rechnet zur »Pojo-Bucht« das Gebiet von Tvärminne

bis Skuru. Da in der obigen Darstellung die Pojowiek zu einer eigenen, den Schärenzonen gleichwertigen Zone abgegliedert wurde, muss der Begriff »Pojowiek in weitem Sinne« um Verwechslungen zu vermeiden anders benannt werden. Als Name für die ganze Tiefenrinne Tvärminne—Skuru wird in der vorliegenden Arbeit die *Tvärminne—Skuru-Rinne* verwandt. Diese Rinne zerfällt in zwei Teile: die Tvärminne—Ekenäs-Rinne und die Pojowiek.

### **Kultureinwirkung.**

Die Einwirkung der Kultur nimmt, wie aus der Schilderung der Schärenzonen hervorgeht, an Stärke von den äusseren nach den inneren Teilen des Gebietes zu. Hier werden die Verhältnisse an Land ausser Acht gelassen, die Einwirkung von Ackerbau, Beweidung und anderen lokal wirkenden Faktoren wird später in anderem Zusammenhange besprochen. Am stärksten ist die Kultureinwirkung an den Ufern der Stadt Ekenäs. HÄYRÉN (1944) hat die saprobe Ufervegetation von Ekenäs beschrieben. Stark verunreinigte, polysaprobe Gebiete wurden vor zwei Kloakenmündungen beobachtet. Das eine, in der Pojowiek auf der Nordseite der Stadt, liegt im Gebiet der vorliegenden Untersuchung. Die übrigen Ufer des bebauten Stadtgebietes sind nach ihm mesosaprob oder oligosaprob. HÄYRÉN ordnet die Städte der Nordküste des Finnischen Meerbusens nach dem Verunreinigungsgrad der Gewässer. Das kleine Ekenäs kommt an dritter Stelle, nach den stärker verunreinigten, grossen Städten Helsingfors und Wiborg, was von den recht engen Gewässern mit zum Teil geringem Wasserumsatz abhängt. Zwischen Leksvall und Ekenäs ist das Fahrwasser auf 6 m Tiefe ausgebaggert, die Gyttja ist nach anderen Teilen des Ekenäsfjärdes abtransportiert. Ebenso ist das über der Schwelle der Pojowiek verlaufende Fahrwasser um 2—3 m vertieft worden. Der recht rege Verkehr in den Fahrwässern hält die in ihrer Nähe gelegenen Bodenflächen frei von Wasservegetation. Bei Jomalvik ist ein Kanal für den Motorbootverkehr durch eine Landenge der Grossinsel Degerö-Gullö im Bau. Der Kanal wird wahrscheinlich die hydrographischen Verhältnisse im Ekenäsfjärd und der Küstenzone überhaupt umgestalten indem er die Wasserzirkulation erleichtert. Die kleinen Häfen in Skuru, Åminne, Skogby, Lappvik und Tvärminne üben einen Einfluss nur auf ihre allernächsten Nachbargebiete aus. Der Damm zwischen dem Festlande und Tvärminneön wurde bereits erwähnt.

### **Die Geologie des Gebietes.**

Der Felsgrund des Gebietes besteht (HAUSEN 1931) vornehmlichst aus Leptiten und Gneisgraniten. Die Pojowiek nördlich der Linie Österby—

Björknäs ist in einem Gebiete jüngerer, postbottnischer Granite gelegen, das Schärengbiet weist dagegen rote Küstengranite, wie den Hangögranit, auf. Basische Gesteinsarten sind im Gebiete selten. Kalkstein kommt vereinzelt als im Granit eingesprengte Adern vor, wie z.B. bei der Zoologischen Station in Tvärminne, wo infolgedessen eine für Nyland ungewöhnlich reiche Hainvegetation sich entwickelt hat. Eisenerz ist bei Jussarö und auf Elgö und Ängholm angetroffen.

Die losen Ablagerungen müssen hier ausführlicher besprochen werden als die Gesteinsarten, am besten erhält diese Schilderung die Form eines historischen Überblicks. Angaben über die postglaziale Entwicklung des Gebietes werden von HARALD LINDBERG (1914), FROSTERUS (1916), HAUSEN (1934) und HYYPÄ (1936) gegeben. Eiszeitliche Moränen sind hauptsächlich um die Pojowiek herum zu finden. Hier hat sich das Land mehr erhoben als im Schärengbiet, wo sich hauptsächlich vom Meere fast reingespülte Felskuppeln aus dem Wasser erheben. Im Schärengbiet sind fast alle losen Bodenablagerungen unter Wasser in grösserer Tiefe als umgelagert vorzufinden, in den Litoralzonen kommen meistens nur ausgewaschene Stein-, Grus- und Sandböden sowie rezente Gytjabildungen vor. In der Pojogegend kommen einheitliche Moränengebiete vor. Der Verlauf der Salpausselkä I -Endmoräne durch das Untersuchungsgebiet wurde schon geschildert. Salpausselkä II sendet einen dem Salpausselkä I parallelen Ausläufer in südwestlicher Richtung, den Karislojo—Bromarv-Os, der etwas westlich vom Kirchdorf Pojo verläuft. Das Yoldiamer bedeckte Nyland gänzlich. In dieser Zeit entstandene warwige Tone kommen im Gebiete vor, sind aber von anderen Sedimenten bedeckt. HARALD LINDBERG (1914, S. 405) hat in ihnen keine Spuren von Organismen gefunden. Während der Süsswasserperiode des Ancylussees stiegen Inseln in Pojo, Karis, Snappertuna und der Ekenäs-Gegend empor (Karte bei AUROLA 1938). Der Lojo-Os hatte sich beinahe bis Ekenäs über Wasser erhoben. Der Lojo-See stand durch das damals viel breitere Svartå-Tal in Verbindung mit dem Ancylussee. Der während dieser Periode abgesetzte, ungeschichtete Ancyluston bildet den Hauptteil der Tone der Pojogegend und des Svartå-Tales. HARALD LINDBERG (1914) führt, ausser einigen typischen Ancylusdiatomeen, *Ceratophyllum demersum*-Blattzähnen aus Ablagerungen dieser Zeit an. Nach der Litorinatrangression wurde der Lojosee abgesondert, die Gegend von Pojo war anfangs noch ein Schärengbiet, ähnlich dem jetzigen Schärenhof südlich von Ekenäs. Allmählich wurde dann die Pojowiek abgetrennt und die südlicheren Teile des Untersuchungsgebietes stiegen aus dem Meer empor. Litorinatone deckt die Ancylusablagerungen auf niedrigem Niveau, wie HARALD LINDBERG (1914) an mehreren Orten und FROSTERUS (1916) für die inneren Teile der Pojowiek nachgewiesen haben. HARALD LINDBERG (1914) erwähnt Funde von *Ruppia rostellata*, *R. brachypus*,



*Zannichellia pedunculata*, *Z. repens* und *Najas marina* sowie mehreren Kieselalgen aus Brackwasserablagerungen der Litorinazeit. In Süßwasserablagerungen dieser Zeit sind *Trapa natans*-Früchte gefunden worden. Der dem Untersuchungsgebiet am nächsten liegende Fundort, Stormossen in Karis (HARALD LINDBERG 1914, S. 408), liegt etwa 10 km östlich von der Pojowiek. HARALD LINDBERG (1916) erwähnt *Trapa* als in der Litorinazeit recht allgemein im Lojo-Seebecken vorkommend. Der erste Fund von subfossilem *Cladium mariscus* in Finnland (HARALD LINDBERG 1914) stammt aus Litorinaablagerungen in Bromarv, 20 km westlich vom Untersuchungsgebiet. Auch *Carex Pseudocyperus*, die jetzt in diesen Gegenden selten ist, scheint in der Litorinazeit hier allgemein gewesen zu sein.

Die jetzige jährliche Landhebung in dieser Gegend wird von WITTING (1943) auf etwa 3,5 mm in Tvärminne und 4,0 mm in Skuru berechnet. Die Landhebung hat in historischer Zeit beträchtliche Veränderungen im Gebiete zustande gebracht, wie aus der obigen Schilderung hervorgeht. Die Schären vereinigen sich allmählich zu grösseren Inseln, die schliesslich mit dem Festlande verwachsen. Der Landgewinn ist aber nicht nur eine Folge der Landhebung. Die Akkumulation durch Tätigkeit des Wassers und der Pflanzenbestände, vor allem der Röhrichte, trägt auch dazu bei. HÄYRÉN (1902, 1910b) hat den Verlauf des Landgewinnprozesses in dem Schärengebiet von Ekenäs eingehend geschildert. Hier sei noch besonders an die durch die Landhebung hervorgerufene ständige, langsame, auswärts gerichtete Wanderung der Ufervegetation, wozu die höhere Wasservegetation ja als unterstes Glied gehört, erinnert. PALMGREN (1912) hat in sehr anschaulicher Weise gezeigt wie die Landhebung eine Wanderung der Seedorfbestände der Ufer Ålands hervorruft. Die höhere Wasservegetation ist auch an Standorten, wo die Landhebung sich nicht geltend macht, recht instabil, die Einwirkung der Landhebung verstärkt noch die Instabilität.

### Die Hydrographie des Gebietes.

Die Tvärminne—Skuru-Rinne ist, wie schon hervorgehoben wurde, das in hydrologischer Hinsicht am besten untersuchte Schärengebiet Finnlands. Seit dem Jahre 1926 (mit Ausnahme der Jahre 1940—41) werden an der Zoologischen Station in Tvärminne regelmässige Temperatur-, Salzgehalt- und Wasserstandbeobachtungen für das Institut für Meeresforschung in Helsingfors ausgeführt. Bis Ende des Jahres 1936 wurden Wasserstandbeobachtungen auch in Skuru ausgeführt. Diese Beobachtungen sind in den Schriften des Institutes für Meeresforschung veröffentlicht. Regelmässige Eisbeobachtungen werden im Dorf Tvärminne und auf Hästö-Busö ausgeführt. Das Hydrographische Bureau Finnlands hat eine Beobachtungs-

stelle im Fluss Svartån bei Landsbro in Karis errichtet. In den Jahren 1911—12 wurden sechs Beobachtungsserien an 14 Stationen in der Tvärminne—Skuru-Rinne gemacht, die Ergebnisse sind von WITTING (1914) und BUCH (1914) veröffentlicht worden. Diesen Untersuchungen schliesst sich GRANQVISTS (1914) Darstellung der hydrographischen Verhältnisse im Winter an. In den Jahren 1936—37 wurde eine noch ausführlichere Untersuchung an 17 Stationen zwischen Segelskär und Skuru durchgeführt, deren hydrographische Ergebnisse von HALME (1944) und HALME & KAARTOTIE (1946) veröffentlicht sind. Hydrographische Angaben aus Tvärminne sind auch von SEGERSTRÅLE (1933) zusammengestellt. Ausserdem werden wichtige, das Gebiet oder das Meer ausserhalb desselben betreffende Daten von JURVA (1937), GRANQVIST (1938), HELA (1944) und BUCH (1945) veröffentlicht.

*Der Süsswasserzufluss.* Nach WITTING (1914, S. 6) ist das Niedeischlagsgebiet der Pojowiek 2.215 km<sup>2</sup>, also 97 mal so gross wie ihr eigenes Areal. In den ganzen äusseren Teil der Rinne ergiessen sich nur das Flüsschen Trollböle å und ein Bach in Leksvall, beide in der Küstenzone Ekenäs gegenüber, und drei kleine Bächlein an dem Südstrande der äusseren Küstenzone, alle fünf sind zu unbedeutend um einen nennenswerten Einfluss auf die Hydrologie des Gebietes auszuüben. Die hauptsächliche Süsswasserzufuhr stammt von den zwei in den innersten Teil der Pojowiek mündenden Flüssen Svartån und Fiskars å. Angaben über die Wassermenge des Svartån wurden von WITTING (1914, S. 13), LÖNNFORS (1936, S. 33) und HALME (1944, S. 12) veröffentlicht. Das ganze Niederschlagsgebiet des Svartån ist 1.995 km<sup>2</sup>. Die Wassermenge im Fluss zeigt recht grosse Schwankungen der Jahressummen auf, das Verhältnis der monatlichen Wassermengen scheint dagegen konstant zu sein. Am grössten ist die Wassermenge im Juni, sinkt dann und erreicht das Minimum zwischen August und Oktober. Die Herbstregen bewirken wieder eine Zunahme in der Zeit November—Januar, wonach die Wassermenge abnimmt und im März etwa die Hälfte der Junimenge ist. Das Jahresmittel 6. 1936 — 5. 1937 war nach HALME (1944, S. 13) 25,1 m<sup>3</sup>/sek., der Pojowiek wurde nach ihm folglich in dieser Zeit 0,79 km<sup>3</sup> Wasser zugeführt, was das 3,3-fache von ihrem Volumen ist. WITTING (1914) berechnet die totale Wassermenge des Svartån und Fiskars å in einem Jahre als das 3-fache des Volumens der Wiek, die Wassermenge des Svartån war damals kleiner. WITTING (1914) und BUCH (1914) erwähnen, dass die Wassermenge im Fiskars å kleiner und grösseren Variationen unterworfen ist. Nach WITTING führt der Fiskars å der Wiek nur 1/20 ihres Süsswasserzuflusses zu.

*Die Wasserzirkulation.* Die folgende kurze Zusammenfassung fusst auf den Angaben WITTINGS (1914) und HALMES (1944), s. auch GRANQVIST (1948a, S. 122). Im Winter fliesst das sich in die Pojowiek ergiessende Süsswasser mit geringerem spezifischem Gewicht unter dem Eise fast undurchmischt über

das salzigere Wasser hinweg auswärts. Diese Süßwasserschicht ist gewöhnlich etwa 2 m dick. An seichten oder schmalen Stellen (Ekenäs, Vitsand) entsteht eine merkbare Strömung, die dort schwaches Eis verursacht (die Stromgeschwindigkeit ist bei Vitsand im Mittel 20 m in der Stunde). Unter der Süßwasserschicht ist eine deutliche Salinitätssprungschicht ausgebildet, unter der ein salziger Gegenstrom in die Wiek hinein zieht. Dieser einwärts gehende Strom verschiebt das salzige Tiefenwasser der Pojowiek bis an das Nordende der Wiek, wo dieses recht warme Wasser emporsteigt und zwischen dem kalten, auswärts strömenden Süßwasser und dem einwärts strömenden kalten Salzwasser auswärts strömt. Wenn das Eis abschmilzt entsteht in der Pojowiek eine Teilzirkulation, die das Epilimnion umfasst, wobei die Salinitätssprungschicht verschwindet. Die Süßwassereinwirkung auf das Epilimnion ist gewöhnlich noch bis zum Spätsommer bemerkbar. In den äusseren Teilen findet im Frühling eine Totalzirkulation statt. Im Herbst werden im ganzen Gebiete alle Wasserschichten bei der Herbstzirkulation homogenisiert. Auf diese Homogenisierung folgen wieder der auswärts gerichtete Süßwasserstrom und der einwärts gerichtete Salzwasserstrom des Winters.

Die höhere Wasservegetation kommt nur in einer Tiefe von 0—8 m vor. Diese Schicht ist aber nicht in so hohem Grade in der folgenden Schilderung der hydrographischen Verhältnisse berücksichtigt wie es wünschenswert gewesen wäre, weil die exakten Messungen verschiedener Tiefen in dieser Schicht sehr spärlich sind. Im grossen ganzen zeigen die meisten Faktoren in dieser Schicht recht kleine Variationen, da der Wellenschlag das Wasser hier gründlich durchmischt. Die tieferen Schichten sind aber indirekt auch für die Oberflächenschicht von grosser Bedeutung da während der Zirkulationen alle Wasserschichten durchmischt werden. In der folgenden Darstellung wird hauptsächlich die Oberflächenschicht bis zu 10 m Tiefe beachtet, im übrigen wird auf die Darstellungen WITTINGS (1914) und HALMES (1944) verwiesen.

Die Ruheperiode der höheren Wasserpflanzen ist im Gebiete vornehmlichst von der niedrigen Wassertemperatur und dem spärlichen Licht des Winterhalbjahres abhängig. Die Mehrzahl der Arten ist in dieser Zeit nur durch Überwinterungsorgane vertreten. Bei der Behandlung der Umweltfaktoren spielen die Verhältnisse während der Vegetationsperiode die grösste Rolle, die Verhältnisse in der Ruheperiode müssen aber auch, falls sie sehr abweichend sind, berücksichtigt werden. In der Literatur habe ich, von den Darstellungen SETCHELLS (1924: *Ruppia* sp.; 1929: *Zostera marina*) abgesehen, keine Temperaturgrenzwerte der Lebensprozesse der höheren Wasserpflanzen finden können, dagegen sind solche »limiting factors» für eine Zahl von Landpflanzen bekannt. Um aber doch einen allgemeinen Begriff von der Länge der Vegetationsperiode zu geben, habe ich aus den Angaben von BUCH



(1914) und HALME (1944) die Zeitperioden zusammengestellt, in welchen die Wassertemperatur an den verschiedenen Stationen höher als 5° gewesen ist. An den Stationen II—VII fällt diese Periode in die Zeit 1 Mai — Mitte Oktober, für die Stationen I, VIII—XII in die Zeit 1 Mai — Mitte November. *Wir können für das ganze Gebiet also in grossen Zügen das Sommerhalbjahr Mai—Oktober als Vegetationsperiode und das Winterhalbjahr November—April als Ruheperiode annehmen.*

### *Die chemischen Verhältnisse.*

*Die Salinität.* GRANQVIST (1938, S. 50) hat in einem Diagramm harmonisch ausgeglichene Salzgehaltkurven für verschiedene Tiefen auf der Beobachtungsstation auf dem Tvärminne Storfjärd (Stat. XII der »Pojowiekuntersuchungen») unter Benutzung 5-jähriger Beobachtungen (1926—30) veröffentlicht. Aus dem Diagramm geht hervor, dass der Salzgehalt im Sommerhalbjahr an der Oberfläche zwischen 5,1 und 5,85 ‰, in 10 m Tiefe dagegen in der selben Zeit zwischen 5,45 und 5,95 ‰ schwankt. Im Winterhalbjahr ist eine erhebliche Aussüssung des Oberflächenwassers zu beobachten, die Ende Februar am grössten ist, der Salzgehalt ist auf 1,9 ‰ gesunken. GRANQVIST (1938, S. 41) hebt hervor, dass diese Erscheinung durch die Ausschaltung der durch Wind und Wellenbewegung verursachten Durchmischung des Wassers bedingt ist. Das Süsswasser des Svartån fliesst unter dem Eis weit auswärts. Die Dicke der Süsswasserschicht ist aber gering, schon die 5 m -Kurve ist auch in den Wintermonaten normal. HALME (1944, S. 45) erwähnt, dass diese Süsswasserschicht sich bis zur Meereszone erstreckt. Diese Aussüssung ist in Tvärminne stärker und dauert längere Zeit als an irgend einer anderen Beobachtungsstation GRANQVISTS an den Küsten Finnlands.

Für die Beurteilung der Bedeutung der verschiedenen Milieufaktoren für das Vorkommen der Lebewesen sind nicht nur die Mittelwerte, sondern vor allem die minimalen und maximalen Extremwerte von grosser Bedeutung. Da sowohl GRANQVIST (1938), HALME (1944) und HALME & KAARTOTIE (1946) ausgeglichene Kurven veröffentlichen, habe ich um ein Beispiel zu erhalten die drei Mal monatlich (1, 11, 21) ermittelten Salzgehaltwerte der Station auf dem Tvärminne Storfjärd aus den Jahren 1936—38 (GRANQVIST 1937, 1940a—b, PALMÉN 1938) in einem Diagramm zusammengestellt (Fig. 1). Im Diagramm wurden auch die Zeiten der Eisbedeckung der Station in den verschiedenen Jahren nach den von Hästö-Busö aus gemachten Eisbeobachtungen eingetragen (die Station liegt im Sehfelde der Beobachtungsstelle auf Hästö-Busö). Die Oberflächenwerte aller drei Jahre sowie die 5 m-Tiefenwerte von 1938 sind im Diagramm eingetragen. Die Salzgehaltkurven der Jahre 1936—37 verlaufen recht normal, die Minima der beiden Jahre

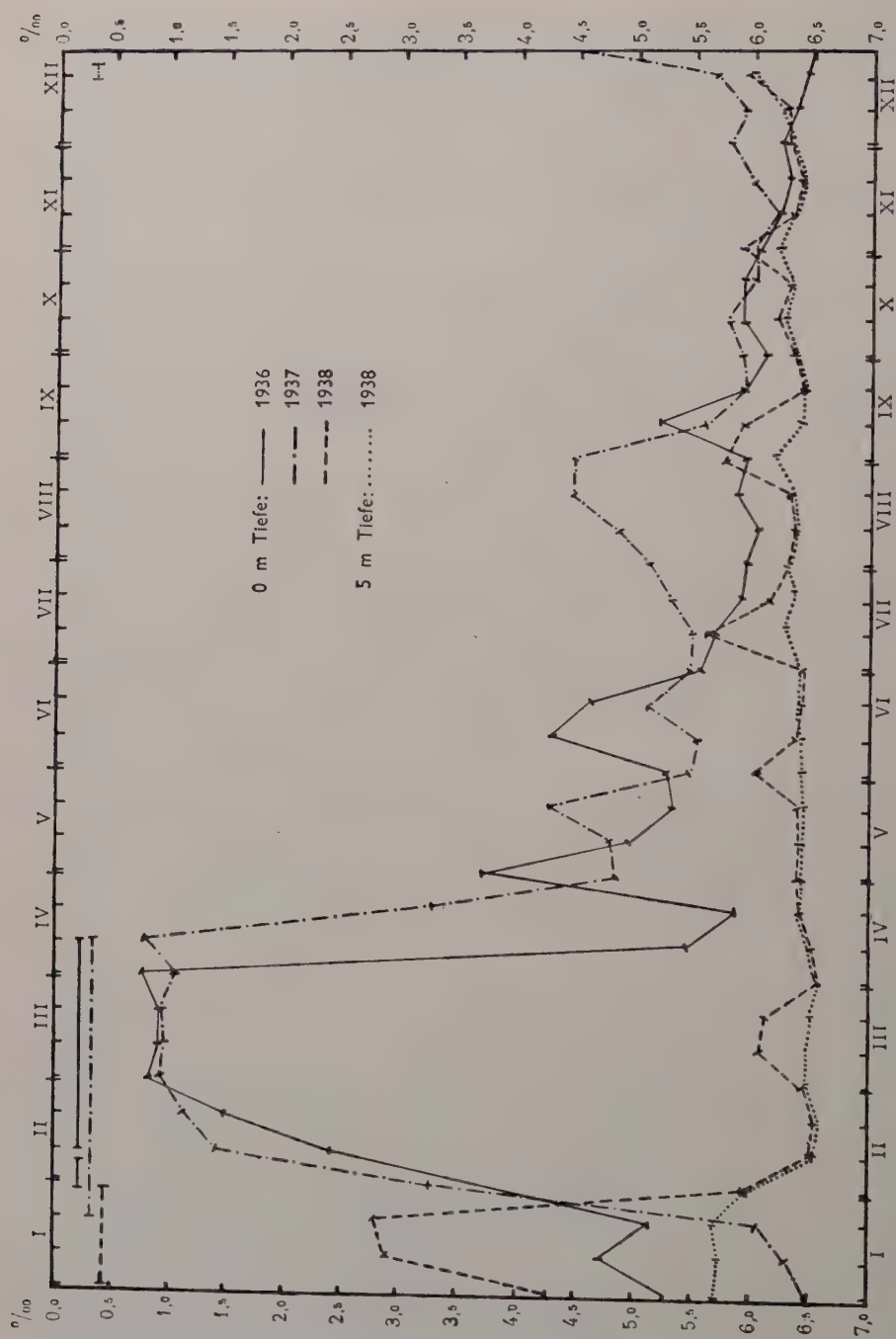


Fig. 4. Salinitätsschwankungen an der Station auf Tvärminne Storfjärd (XII) 1936—1938. Am oberen Rande ist die Zeit der Eisbedeckung eingetragen. Näheres im Text.

sind  $0,76\text{‰}$ . Die Eisbedeckung dauerte in diesen Jahren von Ende Januar bis zum 11 April. Die Kurven für 1938 zeigen dagegen einen abnormen Verlauf, was wenigstens teilweise durch die Eisverhältnisse zu erklären ist. Die Station war nur in der Zeit 20. 12. 1937 — 29. 1. 1938 eisbedeckt. In dieser kurzen Zeit wurde das Wasser auf  $2,77\text{‰}$  ausgesüsst. Da der Fjärd schon Ende Januar eisfrei und das Wasser vermischt wurde, war das Süsswasservolumen nur klein, bei der Durchmischung überwog das salzige Tiefenwasser und das Oberflächenwasser bekam — wenigstens teilweise hierdurch (vgl. jedoch den folgenden Absatz) — den recht hohen Salzgehalt  $6,0\text{—}6,5\text{‰}$ . Dieser Salzgehalt blieb das ganze Jahr erhalten. Die Variationsamplitude des Salzgehaltes in dem Sommerhalbjahr beträgt somit in den verschiedenen Jahren: 1936  $3,7\text{—}6,1\text{‰}$ , 1937  $4,25\text{—}6,0\text{‰}$  und 1938  $5,6\text{—}6,45\text{‰}$ . Dass die Verhältnisse im Winterhalbjahr für die höhere Wasservegetation wenigstens indirekt von Bedeutung sind, geht aus dem obigen hervor. Der Winter 1937—38 mit einer Eisdecke nur während eines Monats trug offenbar zum hohen Salzgehalt der ganzen Vegetationsperiode 1938 etwas bei. Die 5 m -Tiefenkurve von 1938 schliesst sich recht eng der Oberflächenkurve der eisfreien Zeit an, die nicht eingezeichneten 5 m -Kurven der Jahre 1936—37 schliessen sich den Oberflächenkurven noch besser an.

Hier muss freilich hervorgehoben werden, dass es sich gezeigt hat, dass die Salinität der nördlichen Ostsee nicht konstant ist, sondern während verschiedener Jahre etwas schwankt (vgl. GRANQVIST 1948b, S. 129; 1949, S. 13), wobei nicht nur die Eisverhältnisse und die Niederschlagsmengen sondern auch die Wasserumsetzung des ganzen Ostseebeckens von Bedeutung sind. Die von GRANQVIST veröffentlichten Übersichten der Schwankungen der Jahresmittelwerte der Salinität zeigen für den ganzen Finnischen Meerbusen ein schroffes Ansteigen der Salinitätswerte für 1938 den vorhergehenden Jahren gegenüber. Seitdem sind die Werte bis jetzt, soweit sie bekannt sind, etwas höher als vor 1938 gewesen (bei Russarö die Jahresmittelwerte der Oberfläche  $0,78\text{—}0,13\text{‰}$  höher als der Mittelwert 1921—30: GRANQVIST 1949, S. 4).

Regelmässig wurde der Oberflächensalzgehalt auch bei dem Wasserstandpegel der Zoologischen Station in Tvärminne ermittelt (GRANQVIST 1937, 1940a—b, PALMÉN 1938). Da der Pegel nicht so offen liegt wie die Station am Storfjärd (Wasserströmungen kommen jedoch vor) habe ich die Oberflächen-Salzgehaltswerte der beiden Stationen in den Jahren 1936—38 verglichen. Die Extremwerte des Sommerhalbjahres sind genau dieselben, ein Salzgehaltwechsel kommt aber bei dem Pegel öfter vor. Die beiden oben genannten Beobachtungsstellen können als typisch für den grössten Teil der äusseren Schärenzone angesehen werden. In der Zone kommen aber auch Gebiete mit geringerer Wasserzirkulation vor. ein solches ist die von SEGER-



STRÅLE (1933) untersuchte, recht seichte Krogarwiek bei der Zoologischen Station. SEGERSTRÅLES Werte aus den Sommerhalbjahren 1926—32 stimmen mit der obigen Darstellung recht gut überein. Im Winterhalbjahr erstreckt sich die Schicht stark ausgesüßten Wassers in der Krogarwiek bis zum Boden (3 m). Im Sommerhalbjahr schwankt also der Salzgehalt des Oberflächenwassers in der äusseren Schärenzone um etwa 3 ‰ (3,5—6,5 ‰), gewöhnlich liegt er zwischen 5,1 und 5,85 ‰. Im Winterhalbjahr wieder werden die obersten Schichten, besonders an Stellen wo die Wasserströmungen schwach sind oder fehlen, stark ausgesüßt.

Die Verhältnisse in der äusseren Küstenzone weichen von der obigen Darstellung ab. Sie nähern sich mehr denen an der Russaröstation ausserhalb Hangö (GRANQVIST 1938, S. 50) als denen der Tvärminnestation. Im Sommerhalbjahr schwankt nach der harmonisch ausgeglichenen Kurve GRANQVISTS der Salzgehalt bei Russarö zwischen 5,45 und 6,15 ‰, im Winterhalbjahr dagegen, von einer kurzen, im März eintretenden Aussüßung auf 5,7 ‰ abgesehen, nur zwischen 6,05 und 6,20 ‰. Hier ist also, im Gegenteil zu den Verhältnissen in Tvärminne, *das Winterhalbjahr sogar etwas salziger als das Sommerhalbjahr*, was mit der Lage an der offenen Ostsee in grösserer Entfernung von Süsswasserzuflüssen und der hier vorhandenen *kürzesten Zeit der Eisbedeckung der ganzen Festlandsküste Südfinnlands* (JURVA 1937) in Zusammenhang steht.

Die beiden »Pojowiekexpeditionen» (1911—12, 1936—37) haben in verschiedenen Jahreszeiten, die letztere jeden Monat, Salzgehaltproben an den Stationen in der Tvärminne—Skuru-Rinne genommen. Die Werte der späteren Untersuchung sind vollständiger und werden hier der Darstellung der Salzgehaltabstufungen in der Rinne zu Grunde gelegt. Die Lage der Stationen geht aus Karte 1 hervor. Beobachtungen wurden an 17 Stationen angestellt, von diesen sind hier ausgelassen: 6 in der Nähe einer der hier beachteten gelegene sowie die nur selten besuchte äusserste Station, bei Segelskär. Alle beachteten Stationen liegen auf etwa 3 km Abstand von einander, die letzte (Stat. XII) ist mit der oben erwähnten Station des Instituts für Meeresforschung auf dem Tvärminne Storfjärd identisch. Die Lage und Beschaffenheit der Stationen wird von HALME geschildert.

Eine Kurve der jährlichen Salzgehaltvariationen am Grund der »Pojowiekstationen» wurde von MÖLDER (1943, S. 27) und ausgeglichene Salinitätskurven für verschiedene Tiefen der Stationen V, VIII und XII von HALME & KAARTOTIE (1946) veröffentlicht. Aus den unveröffentlichten, während der monatlichen Untersuchungen ermittelten Salzgehaltzahlen HALMES habe ich in Tab. 1 die Variationen des Oberflächensalzgehaltes an den verschiedenen Stationen im Sommerhalbjahr (1936—37) eingetragen (die Salzgehalte in ‰).

Tab. 1. Schwankungen der Oberflächensalinität an den Stationen der »Pojowiekexpedition» 1936—1937.

Stat.	min. max.	Amplitude	Stat.	min. max.	Amplitude
I Skuru .....	0,55—0,66	0,11 ‰	VII Ekenäs .....	0,93—2,51	1,58 ‰
II Spakanäs .....	0,34—1,67	1,33	VIII Källviken .....	1,15—3,04	1,89
IIIA Baggbj .....	0,35—2,14	1,79	IX Björnholm .....	3,14—4,35	1,21
V Sällvik .....	0,47—2,25	1,78	X Järnö .....	3,34—5,12	1,78
VI Björknäs .....	0,80—2,16	1,36	XII Tv. Storfjärd ...	4,57—6,00	1,43

BUCH (1914, S. 29) hat die Salinität des Svartå-Wassers (0,07 ‰) und des Wassers des Fiskars å (0,05 ‰) ermittelt. Die Tabelle zeigt, dass die Station I stark ausgesüsstes Wasser hat und dass der Unterschied zwischen den Stationen I und II grösser ist als zwischen den übrigen aufeinander folgenden Stationen (II—VI) in der Pojowiek. Die Stationen in der Küstenzone (VII—VIII) schliessen sich noch den äussersten Pojowiekstationen an, der Sprung von Station VIII zu Station IX ist aber gross und durch die schmale Pforte bei Vitsand bedingt. Der Salzgehalt nimmt auswärts noch zu, die Station XII spiegelt in dieser Jahreszeit im grossen Ganzen die Verhältnisse in den äussersten Teilen des Finnischen Meerbusens wieder.

HALME (1944, S. 60) hebt hervor, dass in der Tvärminne—Skuru-Rinne nach dem von VÄLIKANGAS (1933, S. 104) abgeänderten brackwasserökologischen System REDEKES folgende drei Salinitätsgebiete vorkommen (vgl. S. 90): infrahalines Süsswassergebiet ( $S = 0,05—0,5$  ‰), oligohalines Gebiet ( $0,5—3,0$  ‰),  $\beta$ -mesohalines Gebiet ( $3,0—8,0$  ‰). Wenn nur die Oberflächenschicht beachtet wird, finden wir dass im Sommerhalbjahr das Süsswassergebiet auf die allerinnersten Teile der Pojowiek beschränkt ist (minimale Süsswassergebiete kommen auch an Bachmündungen und Quellen in der Litoralzone vor). In den seichten Buchten um die Gumnäs-Halbinsel herum von Skuru bis zur Kirche von Pojo wurden von mir im September 1945 folgende Salzgehalte ermittelt: Hafen von Skuru  $0,17$  ‰, Bucht N von Gumnäs  $0,34—0,48$  ‰, südlich der Kirche  $0,45$  ‰. Die Grenze dieses Gebietes verläuft etwa durch Stat. I. Das oligohaline Gebiet umfasst den übrigen Teil der Pojowiek und die Küstenzone, die äussere Grenze geht bei der Vitsandpforte. Der ausserhalb Vitsand gelegene Teil ist  $\beta$ -mesohalin. Im Winterhalbjahr walten ja aber andere Verhältnisse. Das Süsswassergebiet erstreckt sich bis Ekenäs oder noch länger und das oligohaline Gebiet weit in die Meereszone hinaus oder bis zum Eisrande, da die Aussüsung ja erst durch das Vorkommen einer Eisdecke möglich ist. Unter dieser bis 2—3 m dicken Schicht kommen grössere Salzgehalte vor.

*Sauerstoff.* HALME (1944, S. 63) hat den Sauerstoffhaushalt des Gebietes recht eingehend untersucht. Hier können, wie bei der Behandlung des Salzgehaltes, die grösseren Tiefen ausser Acht gelassen werden. Die ganze Oberflächenschicht mit höherer Wasservegetation liegt im Epilimnion. Nach HALME ist die Sprungschicht zwischen Epilimnion und Hypolimnion während der Sommerstagnationszeit in 10 m Tiefe, in anderen Jahreszeiten dagegen höher, selten aber höher als in 5 m Tiefe gelegen. In den Schichten, wo höhere Wasservegetation vorkommt wurde ein Sauerstoffmangel nirgends beobachtet. Von Sauerstoffhaushaltberechnungen ausgehend versucht HALME (1944, S. 71) den Trophiecharakter des Gebietes zu ermitteln. Er findet, dass die Pojowiek (sowie die Küstenzone) einen eutrophen Charakter hat, während das Meergebiet eher zu einer relativen Oligotrophie neigt und bemerkt noch (S. 72) dass das ganze Gebiet »im Vergleich zu den eigentlichen Ostseeverhältnissen beträchtlich produktiver ist«.

*Alkalinität.* Die Alkalinität ist eingehend von BUCH (1914) untersucht. HALME (1944) behandelt sie aber auch. Die allgemeine Tendenz ist von Skuru (Variation im Sommerhalbj. 0,04—0,36) zum offenen Meer (Segelskär, Sommerhalbj. 0,72—1,20) sowie von der Oberfläche zur Tiefe steigend. Die Alkalinität nimmt somit mit dem zunehmenden Salzgehalt zu, was, wie BUCH (1914, S. 8) erwähnt, typisch für die mit archaischem Flusswasser ausgesüsten Meeresgewässer Fennoskandiens ist, während dagegen die Verhältnisse im übrigen Teil der Ostsee umgekehrt sind. Die mittlere Alkalinität des sich in die Pojowiek ergiessenden Süsswassers wird von BUCH (S. 10) zu 0,40 berechnet. Das Meerwasser hat eine für unsere Verhältnisse recht hohe Alkalinität, etwa 1,0. HALME (1944, S. 75) hebt hervor dass aus den Beziehungen der Alkalinität zum Salzgehalt hervorgeht, dass viele Veränderungen während der Vermischung süssen und salzigen Wassers hier vor sich gehen (vgl. S. 102).

*Wasserstoffionenkonzentration.* Die Mittel der Wasserstoffionenkonzentrationen der sich in die Pojowiek ergiessenden Gewässer sind nach BUCH (1914, S. 16): Svartån 7,35, Fiskars å 7,19. Messungen der Wasserstoffionenkonzentration im Gebiete sind von BUCH (1914) und HALME (1944) ausgeführt, BUCH behandelt sie recht ausführlich. Die pH-Zahlen weisen im Gebiet eine steigende Tendenz von den inneren nach den äusseren Teilen auf, was natürlich ist, da das pH ja als eine Funktion des Salzgehaltes, der Alkalinität und des Kohlensäuregehaltes aufzufassen ist. Die pH-Zahlen der Sommerhalbjahr-Oberflächenmessungen BUCHS liegen zwischen 7,10 (Stat. V) und 7,90 (Stat. XI), die Zahlen HALMES sind etwas höher (das Minimum jedoch 6,76, Stat. I). HALME (1944, S. 73) hebt hervor, dass die pH-Zahlen der Pojowiek durchgehend höher sind als die der Süsswasserzuflüsse und dadurch auch auf das Vorkommen eines vom eigentlichen Süsswasser abweichenden, schwach brackischen Wassers am innersten Ende der Pojowiek hindeuten.



*Kohlensäure.* CO<sub>2</sub>-Bestimmungen wurden im Gebiet von BUCH (1914) ausgeführt. Da der Kohlensäuregehalt der Oberflächenschichten mit der atmosphärischen Kohlensäure im Gleichgewicht steht dürfte genügend CO<sub>2</sub> den höheren Wasserpflanzen überall zur Verfügung stehen weshalb auf eine Zusammenfassung der Ergebnisse BUCHS hier verzichtet werden kann.

*Phosphor.* Der Phosphorhaushalt des Gebietes ist von HALME (1944) untersucht, wenn auch die Ergebnisse als relativ unsicher dargestellt werden. In der Pojowiek wurden im Spätsommer beträchtliche Phosphormengen notiert (im Epilimnion bis 600 mg P/m<sup>3</sup>), im Frühling sind die Werte dagegen sehr klein. HALME hebt hervor, dass die *Phragmites*-Bestände sowie die Sublitoralflora überhaupt als Phosphatquelle der Wiek beachtenswert sind. Die Pflanzen konsumieren während des Sommers reichlich Phosphate. Diese werden im Herbst durch die Zersetzungsprozesse abgegeben um im Winter meерwärts abtransportiert zu werden.

*Nitrat-, Nitrit- und Kieselsäurebestimmungen* hat HALME (1944) ausgeführt. Da diese Anionen des Wassers aber recht wenig an Menge schwanken und sie keinen grösseren Einfluss auf die Verteilung der höheren Wasserpflanzen auszuüben scheinen, können die Ergebnisse hier ausser Acht gelassen werden.

*Das Reduktionsvermögen des Wassers* wurde von HALME (1944) durch Ermittlung des KMnO<sub>4</sub>-Verbrauches dargestellt. Der KMnO<sub>4</sub>-Verbrauch an der Oberfläche war an Station V fast 7 Mal grösser als an Stat. XII. Da der KMnO<sub>4</sub>-Verbrauch als ein Mass der Menge von oxydierbaren, aufgelösten oder kolloidalen organischen Stoffen angesehen werden kann (andere Stoffe werden aber auch oxydiert) zeigt dieses Ergebnis auch den im Vergleich zu den äusseren Teilen deutlich eutrophen Charakter der Pojowiek an.

*Kationen.* HALME (1944) veröffentlicht die Resultate spektralanalytischer Untersuchungen der Kationenmengen des Wassers im Untersuchungsgebiet. Die Zusammensetzung des Ostseewassers ist in dieser Hinsicht recht konstant, in den brackischen Übergangsgebieten macht sich aber, wie HALME erwähnt, die Zusammensetzung des sich dort ergiessenden Süsswassers, die recht variabel sein kann, geltend. Er vergleicht die Verhältnisse in dem Lojosee mit denen an den verschiedenen Stationen im Untersuchungsgebiet und hat gefunden dass der Elektrolytenreichtum schon an der stark ausgesüsst Station I bedeutend grösser ist als in dem Lojosee, auswärts nimmt der Elektrolytenreichtum noch beträchtlich zu. Die in Tab. 2 eingetragenen, den Tabellen HALMES (S. 88) entnommenen Oberflächenwerte seien zur Beleuchtung dieser Tatsache angeführt.

HALME (1944, S. 89) hebt ferner hervor, dass die Beziehungen zwischen den Ca- und Cl-Mengen im ganzen Gebiet beinahe dieselben sind wie in der offenen Ostsee.

Tab. 2. Kationenmengen (in Mäqu/l), von HALME 1936 ermittelt.

Stat.	K	Na	Ca/2	Mg/2
Lojosee .....	0,046	0,28	0,21	0,072
I .....	0,1	6,7	0,65	2,6
IIIA .....	0,4	16,0	0,86	4,7
VII .....	0,3	ca 22,0	0,88	5,9
IX .....	1,8	ca 49,0	2,32	10,9
XII .....	1,5	ca 53,0	3,07	13,7

HALME hat auch Bestimmungen der Eisenmengen im Wasser der Stationen V und XII ausgeführt, an den beiden Stationen wurden nur Spuren festgestellt. In den innersten Teilen der Pojowiek habe ich oft auf Tonboden einen sehr dünnen Seeerzbelag gefunden. Recht oft findet sich in den Quellen des Strandes eine den Eisengehalt des Quellenwassers andeutende Eisenockerfällung, lokal kann der Eisengehalt in der Umgebung solcher Quellen im Wasser recht beträchtlich sein. In Bagby auf der Ostseite der Pojowiek wurden von mir in 20—50 cm Tiefe auf Sand- und Steinvermischem Tonboden Limonitbälle mit einem Durchmesser von 3—7 cm mit eingebackenen Steinen und Sandkörnern gefunden, die das Vorhandensein von eisenführenden Unterwasserquellen andeuten.

### *Die physikalischen Verhältnisse.*

*Die Wassertemperatur.* GRANQVIST (1938, S. 30) hat harmonisch ausgeglichene Temperaturkurven für die Station auf dem Tvärminne Storfjärd (XII) veröffentlicht. Die folgenden Temperaturmittel der Oberfläche und der Tiefe von 5 m (in Klammern) der Anfangstage der Monate des Sommerhalbjahres sind dem Diagramm Granqvists entnommen:

Mai	2,5° ( 1,9°)	Aug.	16,5° (15,2°)	Maximum
Juni	7,5° ( 6,2°)	Sept.	14,1° (13,4°)	
Juli	13,7° (12,3°)	Okt.	10,0° (10,0°)	Herbstzirkulation

Ende Oktober sind die entsprechenden Werte 6,5° (6,7°). Ein Vergleich mit den übrigen Diagrammen GRANQVISTS zeigt, dass die obigen Werte als charakteristisch für die Verhältnisse im offenen Meere im äussersten Teil des Finnischen Meerbusens und den angrenzenden Teilen der eigentlichen Ostsee angeführt werden können. Der Temperaturgang an der Oberfläche in der äusseren Schärenzone wird auch durch die 3 Mal täglich am Wasserstandpegel der Zoologischen Station Tvärminne ausgeführten Messungen beleuchtet. Vergleiche der Werte für die Sommerhalbjahre 1936—38 (nach GRANQVIST 1937, 1940a—b und PALMÉN 1938) zeigen, dass die Entwicklung

in den verschiedenen Jahren nicht übereinstimmend verlaufen ist. Die Temperaturmittel der Sommerhalbjahre<sup>1</sup> am Pegel sind: 1936 13,8°, 1937 14,8° und 1938 13,5°. Die oben geschilderten Verhältnisse sind im Gebiet für die Meereszone und die offeneren Teile der äusseren Schärenzone charakteristisch. Wassertemperaturbeobachtungen in der Nähe der Zoologischen Station wurden auch von SEGERSTRÅLE (1933) veröffentlicht. In seichten Buchten mit gehemmter Wasserzirkulation kann die Wassertemperatur in den Sommermonaten beträchtlich steigen.

Die thermischen Verhältnisse in den Gewässern der Tvärminne—Skuru-Rinne wurden von HALME (1944) sowie HALME & KAARTOTIE (1946) recht eingehend behandelt. Die in Tab. 3 eingetragenen unveröffentlichten Beobachtungen HALMES über die Oberflächentemperaturen (in ° C) an den Untersuchungsstationen im Sommerhalbjahr (1 Mai 1937, Juni—Okt. 1936) spiegeln den Gang der Erwärmung und Abkühlung ab.

Tab. 3. Temperaturmessungen an den Stationen der Pojowiekexpedition 1936—1937.

Station	1937	1936				
	1 Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.
I .....	9,4	21,9	21,8	18,5	15,0	5,4
II .....	8,2	21,4	21,4	18,6	14,7	6,3
IIIA .....	7,9	21,2	21,4	18,3	14,7	7,2
V .....	7,9	20,9	19,5	19,2	15,4	7,0
VI .....	7,8	21,9	17,3	19,1	15,2	6,8
VII .....	8,4	19,6	16,6	18,9	14,9	6,8
VIII .....	8,5	20,3	16,7	19,6	14,4	6,1
IX .....	9,2	18,2	16,7	18,0	14,9	6,7
X .....	8,1	19,6	16,9	18,4	14,2	7,0
XII .....	4,8	17,9	15,8	15,6	15,2	8,6

Aus den obigen Werten geht hervor, dass die obersten Wasserschichten der inneren Gewässer im Frühling schneller erwärmt werden als die der äusseren. Dieses Verhalten wird durch den ganzen Sommer beibehalten, im Juli war der Unterschied 6°. Im Herbst werden die inneren Gewässer schneller abgekühlt, im September sind die Temperaturunterschiede ausgeglichen, im Oktober sind die äusseren Teile etwas wärmer als die inneren. Die Oberflächenschicht der Pojowiek wird im Sommer noch stärker erwärmt als die obigen Werte es anzeigen. Diese Erwärmung tritt aber nicht zu Tage weil im Som-

<sup>1</sup> Jahresmittel der Wassertemperatur sind für die höheren Wasserpflanzen von recht geringer Bedeutung. Um überhaupt Werte veröffentlichen zu können beschränke ich mich hauptsächlich, wie auf S. 26 hervorgehoben wurde, auf eine Darstellung der Verhältnisse im Sommerhalbjahr (Mai—Oktober).



mer, wie HALME (1944, S. 51) erwähnt, ein auswärts gerichteter Abtransport der obersten Wasserschichten ausgleichend wirkt. In seichten, durch Röhrichte abgesonderten Strandgewässern wird diese stärkere Erwärmung jedoch deutlich merkbar.

*Die Eisverhältnisse.* Nach JURVA (1937) ist der normale Verlauf des Eiswinters im Gebiet der folgende: das erste Eis entsteht am 21. Nov. in der Küstenzone zwischen Degerö-Gullö und dem Festlande, am 30. Nov. sind auch die Pojowiek und die Rinne südlich von Degerö-Gullö zugefroren, am 7. Dez. erstreckt sich der Eisrand nördlich Elgö und Ekö nach Lappvik, am 16. Dez. südlich Koö und Ekö nach Lappvik, am 24. Dez. über Hästö-Busö nach Björkskär, am 14. Jan. über Långskär—Porsskär—Sandskär, am 9. Febr. über Segelskär und ausserhalb aller Kobben der Meereszone, später rückt das Eis noch weiter vor. Der zurückweichende Eisrand erreicht am 2. April Segelskär, am 12. April die Linie Hästö-Busö—Långskär—Björkskär, am 21. April die Linie Hästö—Koö—Lappvik, am 24. April ist schon das ganze Gebiet eisfrei. Der Byviken in Tvärminne, der ja ein isoliertes Fragment der inneren Schärenzone darstellt, friert früher zu und wird später wieder eisfrei als die übrige Tvärminnegegend. Nach JURVA (1937) ist die normale Eisdicke in Tvärminne Ende Januar 27 cm, Ende Februar 40 cm und Ende März (Maximaldicke) 52 cm. Die Eisdicke ist in geschützten Buchten, die längere Zeit eisbedeckt sind, natürlich grösser. Die Eisdicke an den Untersuchungsstationen wurde im milder als normalen Frühjahr 1937 von HALME gemessen. Folgende Maximalwerte wurden gefunden: Stat. II 50 cm, V 45 cm, VI 40 cm, VII 35 cm, VIII zu schwach um gemessen werden zu können, IX 40 cm, X 50 cm und XII 40 cm.

*Schwankungen des Wasserstandes.* Als Beispiele der Wasserstandsschwankungen im Gebiet sind die Verhältnisse der Jahre 1936—37 in Fig. 2 dargestellt. Die täglichen 14-Uhr-Beobachtungen des Instituts für Meeresforschung in Tvärminne und Skuru (nur für 1936) sind im Diagramm eingetragen. In Tvärminne werden Wasserstandsbeobachtungen 3 Mal täglich (7, 14, 21 Uhr) gemacht, von denen die 7-Uhr-Werte veröffentlicht worden sind (STENIJ 1938, PALMÉN 1940, 1945). Da aber die Beobachtungen in Skuru (nicht veröffentlicht) nur um 14 Uhr gemacht wurden und übrigens Ende 1936 aufhörten, habe ich, um einen Vergleich zu erleichtern, auch für Tvärminne die (ebenfalls unveröffentlichten) 14-Uhr-Werte angewandt. Die Werte wurden von mir nach dem Verfahren des Instituts für Meeresforschung auf den Pegelnullpunkt reduziert. Das von mir gezeichnete Diagramm wurde bereits von HALME (1944) veröffentlicht<sup>1</sup>. Ein Vergleich der Wasserstände in Tvärminne

<sup>1</sup> Die Angabe HALMES (1944, S. 18), dass die Beobachtungen in Skuru von dem Hydrographischen Bureau ausgeführt wurden, fusst auf einen Missverständnis.

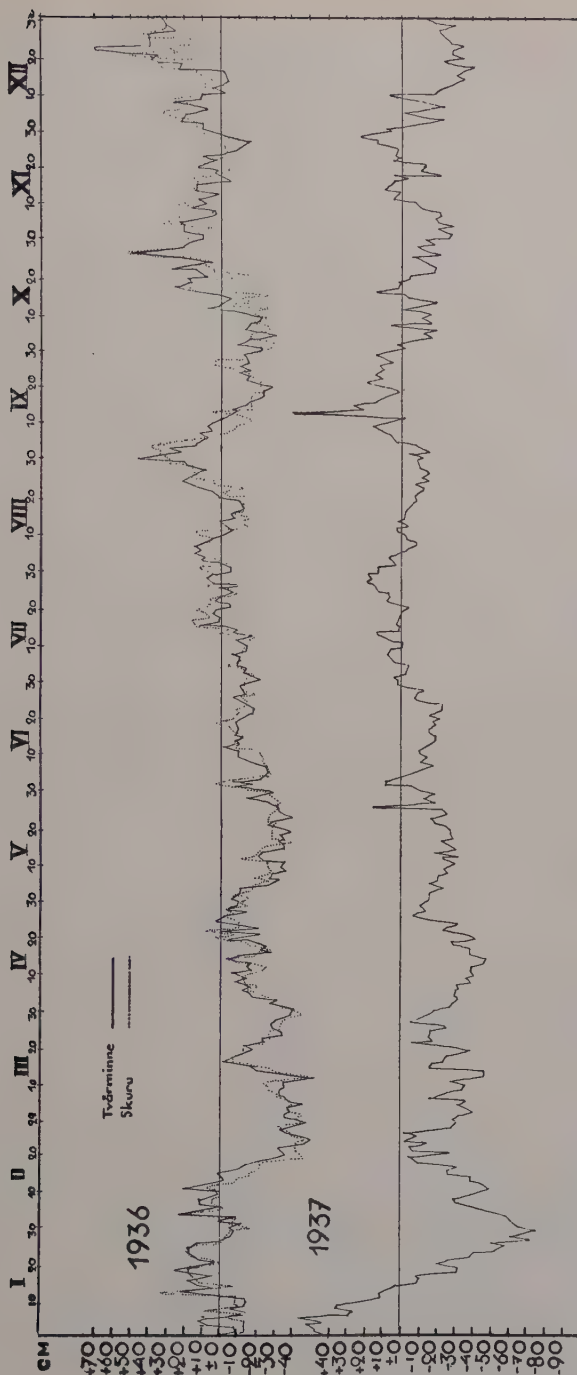


Fig. 2. Wasserstandsbeobachtungen in Tvärminne und Skuru 1936—1937. Erklärung im Text.

und Skuru zeigt, wie schon GRANQVIST (1914, S. 24) hervorgehoben hat, dass die Unterschiede zwischen den beiden Stationen kleiner sind als es vielleicht zu erwarten wäre. Gewöhnlich macht sich, wenn ein Unterschied vorhanden ist, die Wirkung eines auf den Wasserstand einwirkenden Faktors etwas früher an der einen Station bemerkbar und bedingt dadurch den Unterschied.

Die Wasserstandsschwankungen sind nicht nur lokal bedingt. Wie HELA (1944) gezeigt hat, sind die Schwankungen im Ostsee-Wasserstand grösser als früher im allgemeinen für wahrscheinlich gehalten wurde. HELA hat im Mittel jährlich 19 »Wellen« von etwa 19 Tagen Länge festgestellt, deren steigende Periode im Mittel 8,7 und sinkende Periode 10,4 Tage dauert. Er bemerkt ferner, dass der Wasserstand im Frühjahr niedrig, im Herbst und Winter hoch ist und dass die Kurven im Sommer flacher als im Herbst und Winter verlaufen. Während der zehnjährigen Epoche 1926—35 betrug der Abstand zwischen dem höchsten und dem niedrigsten Ostsee-Wasserstand 111 cm.

Bei der Besprechung der Wasserstände im Untersuchungsgebiet werden wieder die Verhältnisse in der Ruheperiode im Winterhalbjahr grösstenteils ausser Acht gelassen. Die niedrigen Wasserstände im Winter bewirken ein festfrieren des Eises an den Boden. Wenn dann höhere Wasserstände eintreten, können die Wasserpflanzen beschädigt und vom Grunde losgerissen werden.

Die Unterschiede zwischen den höchsten und niedrigsten Wasserständen der Sommerhalbjahre der verschiedenen Untersuchungsjahre sind: Skuru: 1936 95 cm; Tvärminne: 1936 85 cm, 1937 85 cm, 1938 69 cm, 1939 78 cm, 1945 58 cm, 1946 72 cm. Während der verschiedenen Untersuchungsjahre wurden in Tvärminne folgende minimale Wasserstandswerte der Sommerhalbjahre verzeichnet: 1936 —40 cm, 1937 —32, 1938 —30, 1939 —56, 1945 —21, 1946 —27, 1947 —26 cm. Die folgenden mittleren Wasserstände der verschiedenen Sommerhalbjahre wurden von mir nach STENIJ (1938), PALMÉN (1940, 1945) und noch unveröffentlichten, von mir ermittelten Werten der Jahre 1945 und 1946 berechnet: Skuru 1936 +0,6 cm; Tvärminne: 1936 —0,6 cm, 1937 +1,1 cm, 1938 +6,3 cm, 1939 —11,1 cm, 1945 +8,6 cm, 1946 +5,0 cm. Die grösste Variation zweier aufeinander folgender Jahre (1938—39) betrug also 17,4 cm, was recht viel für Halbjahrsmittelwerte der Sommerhalbjahre ist, wo die Schwingungen ja gedämpft sind. An seichten Ufern ist die Einwirkung derartiger Schwingungen sowie auch der im Mittel 19-tägigen »Wellen« recht deutlich merkbar. Besonders längere Zeit andauernde niedrige Wasserstände wirken stark auf die höhere Wasservegetation der Seichtwasserstufe ein. STENIJ & HELA (1947) haben Dauerkurven über die Wasserstände u.a. in Hangö veröffentlicht. Diese Angaben spiegeln recht gut die Verhältnisse in AKa ab, beziehen sich aber auf das ganze Jahr und sind hier deshalb von recht geringer Bedeutung.



*Wasserströmungen.* Bei der Schilderung der Wasserzirkulation im Untersuchungsgebiet wurde schon der Verlauf einiger Wasserströmungen in grossen Zügen geschildert. Dazu bewirken die Schwankungen des Wasserstandes auch kürzere Zeit andauernde und Richtung wechselnde Strömungen, die besonders in Sunden zwischen grösseren Wasserbecken und in engen Gewässern zwischen grossen Inseln deutlich sichtbar sein können. So wurde von mir 30. 8. 1938 in AS Tvärminne im Sund zwischen Furuskär und Skallota bei ruhigem Wetter die Geschwindigkeit des Oberflächenstromes zu 30 m/min. ermittelt. Schliesslich ist die von Osten nach Westen verlaufende Strömung an der Nordküste des Finnischen Meerbusens (z.B. PALMÉN 1930), die im äussersten Schärenggebiet merkbar ist, zu nennen. Laut HALME (1944, S. 18) soll die Geschwindigkeit dieses Stromes an der Oberfläche in Tvärminne etwa 65—70 km im Monat sein. Wie aus dem Obigen hervorgeht kommen Strömungen verschiedener Art in allen Teilen des Gebietes vor, sie sind für die Diasporenverbreitung von grosser Bedeutung. Exakte Messungen der Strömungsgeschwindigkeit sind leider in geringem Masse vorhanden. Die Süswassermengen, die sich in das nördliche Ende der Pojowiek ergiessen bewirken einen südwärts gerichteten Oberflächenstrom im nördlichsten Teil der Wiek. So wurde von mir am 10. 8. 1945 östlich Gumnäs bei Windstille eine Geschwindigkeit von 7 m/min. des südwärts gerichteten Stromes ermittelt. Bei starkem Südwind wird aber diese Strömung in eine nordwärts gerichtete vertauscht (s. Teil II, S. 51). Die Strömungsverhältnisse im Winterhalbjahr an der Schwelle bei Ekenäs sind von GRANQVIST (1914) eingehend untersucht. HALME (1944, S. 45) hebt hervor, dass die ganze Wassermasse der Pojowiek im Winter erneuert wird. Er (S. 17) ist der Ansicht, dass die windbedingten Strömungen im Gebiet die Hauptrolle spielen, was mit meinen Beobachtungen übereinstimmt.

*Transparenz und Lichtabsorption.* Sichttiefenwerte an den Untersuchungsstationen im Gebiet wurden sowohl von WITTING (1914) wie HALME (1944; HALME & KAARTOTIE 1946) ermittelt. Die folgenden Messungen HALMES mögen als Beispiel dienen (Sichttiefen in m):

Stat.	I	II	IIIA	V	VI	VII	VIII	IX	X	XII
30.—31. 5. 1937	1,00	1,50	1,85	1,50	1,75	1,10	1,55	2,50	3,00	5,50
12.—13. 9. 1936	2,90	2,80	3,00	3,90	3,15	3,50	4,10	4,10	4,10	4,80

Die Transparenz steigt also auswärts und ist im Herbst grösser als im Vorsommer (die Werte des Winterhalbjahres, wo das Wasser besonders trüb ist, können natürlich hier ausser Acht gelassen werden). Die Sichttiefe erreicht nach HALME (1944, S. 56) ihr Maximum im September.

Die Wasserfarbe ist nach HALME (1944, S. 56—57) in der Pojowiek gewöhnlich gelbbraun, bisweilen mit einem rötlichen oder grauen Ton. Der im Som-

mer vorkommende rötliche Farbenton beruht auf einer para-dystrophen Wirkung der Umgebungen, die im Frühling und Herbst hervortretende graue Färbung wieder von im Wasser suspendiertem Ton. An den äussersten Stationen ist die Farbe recht konstant gelbgrün. Schon WITTING (1914, S. 14—15) erwähnt, dass die Durchlässigkeit des Wassers für verschiedene Wellenlängen des Lichtes verschieden in den inneren und äusseren Teilen des Gebietes ist, genauer wurden diese Verhältnisse von HALME (HALME & KAARTOTIE 1946) an 3 Stationen (im Lojosee, Stat. V, Stat. XII) untersucht. Im Lojosee machen die roten und gelben Teile des Lichtes etwa 80 % des bis 5 m Tiefe dringenden Lichtes aus, in der Pojowiek (Stat. V) etwas über 50 % und im Tvärminne Storfjärd (Stat. XII) nur 10—15 %. Die roten und gelben Wellenlängen des Lichtes sind bekanntlich diejenigen, die am besten von Pflanzen mit Chlorophyll als einzigem Farbstoff verwertet werden können. Im Gebiet nimmt also die in das Wasser eindringende totale Lichtmenge von aussen nach innen ab, dagegen nimmt der Anteil an für die Assimilation der höheren Pflanzen dienlichen Lichtqualitäten im eindringenden Licht zu. In der Tat sind also die Lichtverhältnisse in den inneren Gewässern für die höhere Wasservegetation doch günstiger als es zuerst scheinen könnte.

## Material und Untersuchungsmethode.

### Frühere Angaben aus dem Untersuchungsgebiet.

Die früheren Kenntnisse über das Vorkommen der höheren Wasserpflanzen im Schärenhof von Ekenäs sind, wenn auch an und für sich sehr mangelhaft, doch reichlich im Vergleich zu denen aus den meisten anderen Schärengebieten. Im folgenden werden die älteren Angaben aus dem Gebiet in Kürze erwähnt. Ausser dem eigentlichen Untersuchungsgebiet werden auch die Angaben aus dem Schärengebiet westlich der Linie Jussarö—Busö—Torsö—Trångsund hier beachtet.

Die älteste Arbeit, die die Flora dieser Gegend behandelt, ist die Dissertation A. A. NYLANDERS (1844) »*Stirpes cotyledoneae paroeciae Pojo*«. Um diese Zeit gehörte die Landgemeinde Ekenäs zum Kirchspiel Pojo, der grösste Teil meines Untersuchungsgebietes liegt also im Gebiet NYLANDERS. Er gibt für die meisten Arten nur allgemeine Frequenzangaben, einige Lokalangaben werden jedoch erwähnt. HISINGER (1857) hat in seiner Flora Fagervikiensis auch einige Fundortangaben aus Ekenäs und Pojo gemacht. HJELTS *Conspectus Florae Fennicae* enthält viele sonst nicht veröffentlichte Funde von Wasserpflanzen aus der Gegend. KIHLMAN (1895) hat den Fund O. A. F. Lönnbohms der damals als neu für Finnland angesehenen (vgl. Teil II, S. 127) *Ruppia spiralis* aus Tvärminne bekannt gemacht.

Ein grosser Teil der Arbeiten HÄYRÉNS schildert den Schärenhof von Ekenäs. Seine Schärenzonendarstellungen (1900, 1903, 1913, 1931a, 1940, 1948) wurden schon erwähnt, ebenso einige andere Arbeiten (1902, 1910 a—b, 1914, 1944). Dazu hat HÄYRÉN noch in vielen kleineren Aufsätzen (1912, 1915, 1924, 1931b, 1934—35, 1936a—b, 1945) Angaben über höhere Wasserpflanzen im Gebiet veröffentlicht. In Bezug auf die höheren Wasserpflanzen sind die meisten Angaben HÄYRÉNS aus dem Gebiet jedoch sehr allgemein gehalten.

LEMBERG (1928) hat die Vegetation der Sandstrände in der äusseren Küstenzone beschrieben. CEDERCREUTZ (1933) stellt die Characeenfunde im Gebiet zusammen. HÅKAN LINDBERG (1937) hat kurz die Wasservegetation an Insektenbiotopen in den Strandgewässern des Gebietes geschildert. Die recht zahlreichen übrigen zoologischen Arbeiten, die das Untersuchungsgebiet behandeln, sind nicht in diesem Zusammenhang von Interesse, die Untersuchungen SUNDSTRÖMS (1927) über die Vogelfauna und SEGERSTRÅLES (1933 u.s.w.) über die Bodentierwelt mögen jedoch hier genannt werden.

Gewissermassen als Vorarbeiten der vorliegenden Untersuchung (LUTHER 1939, 1941, 1947a—d, 1950a—e) sowie als vorläufige Mitteilungen (LUTHER 1945, 1951b) habe ich einige Aufsätze veröffentlicht (dazu sind die folgenden Arbeiten, die Angaben über die Wasservegetation anderer Brackwassergebiete enthalten, als Vorarbeiten zu bezeichnen: LUTHER 1948a, c, 1950f).

Mehrere unveröffentlichte Fundortangaben sind in den Sammlungen des Herbarium Musei Fennici (HMF) vorhanden.

### Allgemeines über Wasservegetationseinteilungen.

Die vorliegende Untersuchung behandelt nicht die gesamte Rhizophyten- (und Pleustophyten-) Vegetation. Die Verbreitung und Ökologie der im Wasser lebenden Gefässpflanzen, Moose und Characeen sind die hauptsächlichen Gegenstände der Untersuchung gewesen. Diese Pflanzen bilden eine recht einheitliche Gruppe, für die im folgenden der Sammelname *höhere Wasserpflanzen* gebraucht wird. Die von den höheren Wasserpflanzen gebildete Vegetation wird als Konsequenz des obigen als »höhere Wasservegetation« bezeichnet. Der Begriff »höhere Wasserpflanzen« der vorliegenden Untersuchung ist also mit dem gleich benannten, nur die Gefässpflanzen umfassenden Begriff SAMUELSSONS (1934) nicht identisch. SAMUELSSON (S. 18) hat hervorgehoben, dass die Characeen ökologisch den Phanerogamen näher als den Algen stehen, er fand aber die Kenntnisse von der Verbreitung der Characeen in Nordeuropa noch so mangelhaft, dass er sie darum nicht in die Behandlung einbezog. In den finnischen Süsswasservegetationsuntersuchungen



der letzten 15 Jahre wurde aber der Begriff als auch Moose und Characeen umfassend verwandt (z.B. VAARAMA 1938, MARISTO 1941).

Eine sowohl höhere Wasserpflanzen wie Algen umfassende Untersuchung von der Art wie die vorliegende wäre sehr zeitraubend gewesen, die Übersichtlichkeit des unhomogenen Materials wäre auch erschwert worden.

Von den Algen sind wenigstens die Rhizoide tragenden (ob immer?) *Vaucheria*-Arten zu den Rhizophyten zu zählen. Die niederen Pflanzen der Rhizophytenvegetation konnten in diesem Zusammenhange noch nicht berücksichtigt werden. Die stellenweise vorkommenden dichten *Vaucheria*-Rasen sowie einige Haptophyten und deren Migrationsformationen spielen als Standortsfaktoren eine Rolle für die Behandlung der höheren Wasserpflanzen und müssen aus diesem Anlass Erwähnung finden.

*Als Hauptthema der Arbeit hatte ich eine genaue Untersuchung über die Verbreitung der einzelnen Arten im Gebiet sowie das Erwerben einer möglichst genauen Kenntnis der Standortsforderungen der Arten, besonders der Beziehungen zur Salinität des Wassers, aufgestellt.*

Ursprünglich wollte ich auch versuchen die höhere Wasservegetation soziologisch zu behandeln. Sehr bald fand ich aber, dass dieses aus verschiedenen Gründen nicht in diesem Zusammenhange möglich war. Die höhere Wasservegetation erstreckt sich im Gebiet gewöhnlich noch recht weit von der eine okulare Durchmusterung erlaubenden Sehtiefe abwärts. Auf das mit einer Harke aus den Beständen unterhalb der Sehtiefe heraufgeholte Pflanzenmaterial kann keine soziologische Analyse gegründet werden, da der Fang ja nichts über die tatsächliche Dichte der Bestände aussagt, sondern nur wie eine Mähmaschine die Pflanzen der geharkten Strecke einholt. Eine exakte Bestandesaufnahme mit einem quantitativen Bodengreifer wäre zwar denkbar gewesen (nicht aber auf dem harten Sandboden der äusseren Küstenzone), eine derartige Arbeitsmethode wäre aber sehr zeitraubend gewesen und hätte auf die Durchführung der Hauptaufgabe stark verzögernd eingewirkt.

Dazu ist es ja eine schon seit langem bekannte Tatsache dass der soziologische Zusammenhang zwischen den Wasserpflanzen sehr lose ist, was z. B. von ALMQUIST (1929, S. 61) hervorgehoben wurde. Er hält die Wasservegetation für ein undankbares Arbeitsfeld der Pflanzensoziologie und gibt in dieser Beziehung, wie er selbst sagt, eher eine autökologische als eine soziologische Darstellung. ARWIDSSON (1926, S. 4) hat die Ansicht geäußert, dass man betreffs der Wasserpflanzen in vielen Fällen überhaupt nicht von Soziationen sprechen kann. VAARAMA (1938) spricht bei der Schilderung der kargen Vegetationstypen des Kallavesi von »gemischter Wasservegetation«, wo die synusialen Einartsbauteile der Vegetation sich in die Wohnbereiche ihrer Nachbarn willkürlich einschieben. Er geht recht ausführlich auf die Methoden

der soziologischen Behandlung der Wasservegetation ein. Wenn man es aber versucht, die soziologischen Methoden der Süßwasservegetationsforschung auf die Verhältnisse in Brackwassergebieten umzupflanzen so treten neue Schwierigkeiten hinzu. Die Standortsfaktoren sind im Gebiet der vorliegenden Untersuchung recht starken Variationen unterworfen, hier kommen noch im Süßwasser nicht vorhandene Faktoren wie die Salzgehaltabstufung hinzu, wodurch eine noch grössere Zahl von Kombinationen der synusialen Einheiten hervorgerufen wird. Dazu spielen die Algen, wie HÄYRÉN (1912, S. 76) hervorgehoben hat, im Brackwasser eine weit grössere Rolle als in dem gewöhnlich recht oligotrophen Süßwasser Fennoskandiens und müssen, wo sie an den Standorten der höheren Wasserpflanzen vorkommen, in die soziologische Behandlung der Wasservegetation mit einbezogen werden.

In den äusseren Teilen meines Untersuchungsgebietes dominieren die Algen physiognomisch über die höheren Wasserpflanzen, in den inneren bilden die letzteren zwar den Hauptteil der Vegetation, aber die Algen spielen auch dort eine recht grosse Rolle. In den äussersten Zonen sind die Algen zum grossen Teil an Felsen und Steinen, also an einem für höhere Wasserpflanzen ungeeigneten Substrat befestigt. Wenn die Algen sich aber an Grus, Sand und dergleichen befestigen ringen sie schon mit den höheren Wasserpflanzen um den Raum, aber erst wenn die Algen sich an den Phanerogamen epiphytisch befestigen oder in seichten, geschützten Buchten in grossen, losen Massen im Wasser umhertreiben wird die Konkurrenz zwischen Algen und höheren Wasserpflanzen scharf. Taf. III : 1 zeigt als ein Beispiel grosse und dichte Algenmassen (*Cladophora*, *Zygnemaceen* etc.) die im Bysundet in Tvärminne die Oberfläche bedecken, so dass die submerse Phanerogamenvegetation überhaupt nicht sichtbar ist. Die Aufnahme ist bei niedrigem Wasserstand gemacht. Die Algenmassen lagen in einer so dicken, breiigen Schicht über den Phanerogamen, dass diese erst im Laboratorium nach Reinspülen grosser Proben von den Algen geschieden werden konnten. Das Beispiel ist nur erwähnt um die Notwendigkeit einer einheitlichen Behandlung der Synökologie der gesamten Wasservegetation des Brackwassers zu zeigen. Diese Behandlung muss aber auf einer autökologischen Schilderung der beiden gesonderten Gruppen bauen. Die Fortpflanzungs- und Zuwuchsverhältnisse sind derart verschieden, dass eine gemeinsame Darstellung unübersichtlich wäre. Erst wenn die autökologischen Verhältnisse der beiden Gruppen geklärt sind, kann eine Synthese der Ergebnisse zusammen mit einer synökologischen Behandlung in eine befriedigende Schilderung der gesamten Wasservegetation der Schärenggebiete ausmünden. Eine derartige Zusammenfassung wird aber zeigen wie äusserst mannigfaltig die in unseren Küstengewässern vorkommenden soziologischen Kombinationen sind.

Der Übersichtlichkeit wegen muss wohl bei einer soziologischen Behand-

lung dieser Wasservegetation das Hauptgewicht auf Einheiten höheren Ranges gelegt werden. Ich hoffe später auf solche im Untersuchungsgebiet vorkommende Einheiten etwas eingehen zu können.

Die Schwierigkeiten einer soziologischen Behandlung der submersen höheren Brackwasservegetation sind wohl die Ursache, dass Angaben über derartige Soziationen — wenigstens in den Gewässern der nördlichen Ostsee — nur vereinzelt veröffentlicht worden sind (z.B. ALMQUIST 1929, HÄYRÉN 1936b) und hauptsächlich Einartssynusien umfassen. Die floristischen und autökologischen Angaben sind dagegen bedeutend zahlreicher.

Die Grenze zwischen Land- und Wasserpflanzen ist nicht scharf und wurde von verschiedenen Forschern in verschiedener Weise gezogen. Schon SCHOUW (1822, S. 132) spricht von eigentlichen Wasserpflanzen: »Egentlige Vandplanter (plantae aquaticae verae s. plantae submersae, Hydrophyta), Planter som befinde sig aldeles under Vandets Overflade, og hvor altsaa Vandet er det omgivende Medium«, und uneigentlichen Wasserpflanzen: »Uegentlige Vandplanter (plantae aquaticae spuriae sive plantae emersae), som for en Deel findes under Vandet, men hvis ædlere Dele, Blade og Blomster, ere i umiddelbar Berørelse med Atmosfæren; det omgivende Medium er altsaa deels Vand deels Luft«. SCHOUW verwendet also schon die Termen submers, emers und Hydrophyt.

LINKOLA (1933) hat in seiner regionalen Artenstatistik der Süßwasserflora Finnlands die Wasserpflanzen nach der Anpassung an das Leben in Wasser eingeteilt. Er zählt (S. 3) zu den eigentlichen Wasserpflanzen, Hydrophyten, diejenigen Arten, »die sich so weit an das Leben in Wasser angepasst haben, dass sie gänzlich submers wachsen oder nur Blütenstände oder auch Blätter zum Wasserspiegel erheben; einige können jedoch, augenscheinlich sekundär und in abweichenden Formen, auch auf nassen Uferstandorten auftreten«. Zu den Wasserpflanzen im weiteren Sinne führt LINKOLA »alle diejenigen Gewächse, die entweder nur im Wasser wachsen oder in der Mehrzahl ihrer Vorkommnisse in Finnland auf dauernd wasserbedecktem Boden (im Sublitoral) auftreten und in der Regel in ihrem Bau dem Wasserstandort mehr oder weniger deutlich angepasst erscheinen«. Bei den Feldarbeiten wurde hauptsächlich der Einteilung LINKOLAS gefolgt.

In Bezug auf die Uferzonation wird hier das neuerdings von DU RIETZ (DU RIETZ, HANNERZ etc. 1939, S. 31; DU RIETZ 1940, S. 106; 1947, S. 541) eingeführte allgemeine limnologisch-thalassologische Stufensystem befolgt. Dieses System hat den grossen Vorteil, dass die »durch verschiedenartige Verwendung schon früher so kompromittierte« (DU RIETZ 1940, S. 105) Litoralterminologie umgangen wird und dass die Stufen auf das ökologische Verhalten der Organismen zurückgehen und dieses Verhalten unmittelbar in dem Namen der Stufe abspiegeln. DU RIETZ (z. B. 1940, S. 106) nennt die von Wasser-



organismen eingenommene Stufe *Hydrobiontenstufe*, die von Landorganismen eingenommene Stufe heisst *Geobiontenstufe*. Im Bereich der früheren Litoralzone (im Sinne BRENNERS) wird eine *Amphibiontenstufe* eingeschaltet, die wieder in eine zur Hydrobiontenstufe gehörige *Hydroamphibiontenstufe* (Stufe der gelegentlich blossgelegten Wasserorganismen) sowie eine zur Geobiontenstufe gehörige *Geoamphibiontenstufe* (Stufe der gelegentlich untergetauchten Landorganismen) zerfällt. Die Stufe der niemals blossgelegten Wasserorganismen wird *Euhydrobiontenstufe* genannt. Die verschiedenen Kategorien der Wasser- und Uferorganismen werden in ihrem Verhalten zum Wasser als Umweltfaktor durch den Namen *Euhydrobionten*, *Hydroamphibionten*, *Geoamphibionten* und *Eugeobionten* gut charakterisiert.

Kürzlich hat DU RIETZ (1950, S. 6) dieser auf die Organismen selbst gegründeten Einteilung eine topographische, auf den alten Litoralbegriff gegründete Einteilung zur Seite gestellt (Sublitoral, Hydrolitoral, Geolitoral, Epilitoral). Diese Einteilung entspricht aber nicht völlig dem »limnologisch-thalassologischen Stufensystem». So erwähnt DU RIETZ seine sublitorale Stufe als identisch mit der Euhydrobiontenstufe. Während die Euhydrobiontenstufe keine untere Begrenzung hat rechnet DU RIETZ aber 1950 zur Sublitoralstufe nur die Stufe der permanent untergetauchten Vegetation. Die Euhydrobiontenstufe wäre demnach mit Sublitoral + Profundal identisch. Die neue Litoraleinteilung von DU RIETZ hat den älteren Einteilungen gegenüber den grossen Vorteil, dass 3 der 4 Stufen durch recht eindeutige, im früheren Gebrauch nicht kompromittierte Namen charakterisiert werden (indessen ist nur Geolitoral eine Neubenennung; Hydrolitoral wurde von ENGLUND (1942, S. 54) eingeführt). Auch der vierte Name, Sublitoral, sollte gegen einen anderen Namen umgetauscht werden, da gerade in Bezug auf diesen Begriff die vielleicht grösste Verwirrung in den verschiedenen Zonationseinteilungen herrscht und da in Bezug auf ihn »nicht einmal die Vertreter der einzelnen Hauptrichtungen einig sind» (NAUMANN 1931, S. 145). Wir müssen natürlich stets danach streben, dass die Nomenklatur der Botaniker und Zoologen einheitlich ist, um eine brauchbare biozönologische Terminologie zu erzielen (LUTHER 1949, S. 11). Die auf -litoral endigenden Namen sollen natürlich nur für solche Zonen gebraucht werden, die zum Ufer (im weitesten Sinne des Wortes) gehören. »Für keine anderen Zonen sollten Zusammensetzungen mit »litoral« Verwendung finden dürfen, sofern man nicht etwa die ganze Regioneneinteilung von der Tiefe des Meeres bis hinauf zu den Spitzen der Berge auf die Uferregion gründet» (ENGLUND 1942, S. 54). Die Litoraleinteilungen gliedern das Ufer (s. lat.) in topographischer Hinsicht ein, das »limnologisch-thalassologische Stufensystem« ist dagegen auf das ökologische Verhalten der Organismen in Bezug auf das Wasser als Lebensraum gegründet und entspricht besser den Anforderungen einer autökologischen Arbeitsmethode.

**Die berücksichtigten Arten.**

Das Hauptgewicht ist in der vorliegenden Untersuchung auf die Euhydrobionten und die nicht normal über Wasser ragenden Hydroamphibionten gelegt. Dazu wurden einige normal über Wasser ragende, aber im Gebiet auch in untergetauchten Formen auftretende Arten berücksichtigt. Die folgenden zu diesen Gruppen gehörigen Gefässpflanzen und Characeen werden behandelt<sup>1</sup>:

<i>Sparganium minimum</i>	<i>Butomus umbellatus</i>	<i>Myriophyllum verticillatum</i>
<i>S. Friesii?</i>	<i>Elodea canadensis</i>	<i>M. spicatum</i>
<i>S. simplex</i>	<i>Hydrocharis Morsus-ranae</i>	<i>M. alterniflorum</i>
<i>S. sp.</i>	<i>Scirpus parvulus</i>	<i>Hippuris vulgaris</i>
<i>Zostera marina</i>	<i>Sc. acicularis</i>	<i>Limosella aquatica</i>
<i>Potamogeton filiformis</i>	<i>Lemna trisulca</i>	<i>Utricularia vulgaris</i>
<i>P. pectinatus</i>	<i>L. minor</i>	<i>U. neglecta</i>
<i>P. panormitanus</i>	<i>Juncus bulbosus</i>	<i>U. intermedia</i>
<i>P. obtusifolius</i>	<i>Polygonum amphibium</i>	<i>U. minor</i>
<i>P. pusillus</i>	<i>Nymphaea alba</i> ssp.	<i>Littorella uniflora</i>
<i>P. alpinus</i>	<i>candida</i>	( <i>Lobelia Dortmanna</i> )
<i>P. natans</i>	<i>N. alba</i> ssp. <i>melocarpa</i>	
<i>P. gramineus</i>	<i>Nuphar luteum</i>	<i>Isoetes lacustris</i>
<i>P. nitens</i>	<i>Ceratophyllum demersum</i>	<i>I. echinospora</i>
<i>P. praelongus</i>	<i>Ranunculus circinatus</i>	
<i>P. perfoliatus</i>	<i>R. confervoides</i>	<i>Nitella flexilis</i>
<i>Ruppia rostellata</i>	<i>R. sp. (trichophyllus?)</i>	<i>N. Wahlbergiana</i>
<i>R. brachypus</i>	<i>R. obtusiflorus</i>	<i>N. Nordstedtiana</i>
<i>R. brachypus</i> × <i>rostellata</i>	<i>R. reptans</i>	<i>Tolypella nidifica</i>
<i>R. spiralis</i>	<i>Subularia aquatica</i>	<i>Nitellopsis obtusa</i>
<i>Zannichellia repens</i>	<i>Crassula aquatica</i>	<i>Chara Braunii</i>
<i>Z. pedunculata</i>	<i>Callitriche verna</i>	<i>Ch. canescens</i>
<i>Z. pedunculata</i> × <i>repens</i>	<i>C. polymorpha</i>	<i>Ch. tomentosa</i>
<i>Z. major</i>	<i>C. autumnalis</i>	<i>Ch. baltica</i>
<i>Najas marina</i>	<i>Elatine Hydropiper</i>	<i>Ch. aspera</i>
<i>Alisma Plantago-aquatica</i>	<i>E. triandra</i>	<i>Ch. fragilis</i>
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	( <i>Peplis Portula</i> )	

Ein gelegentliches Auftreten von Hydrophyten des obigen Verzeichnisses oberhalb der Hydroamphibiontenstufe wurde beachtet. Dagegen wurden terrestrische Vorkommnisse von normal als Geobionten auftretenden Arten, deren Wasserformen hier berücksichtigt wurden, gewöhnlich ausser Acht gelassen.

<sup>1</sup> Die Nomenklatur der Gefässpflanzen folgt mit Ausnahme einiger von mir (LUTHER 1947a) bereits motivierten Fälle HYLANDER (1941, 1945), die der Wassermoose JENSEN (1939) mit Ausnahme der von TUOMIKOSKI (1937, 1940a—b, 1949a) behandelten Arten, in Bezug auf welche seine Einteilung befolgt wird. Die Nomenklatur der Characeen folgt OLSEN (1944) mit Ausnahme der in Teil II motivierten Abweichungen.

In Bezug auf die Moose ist das Ziehen einer Grenze zwischen den dauernd und nur gelegentlich submers vorkommenden Arten etwas schwieriger. Die folgenden Arten kamen im Gebiet als deutlich unter Wasser lebend vor:

Fissidens Julianus	Calliergon megalophyllum	D. tundrae
Fontinalis antipyretica	Scorpidium scorpioides	D. procerus
(F. dalecarlica)	Drepanocladus aduncus	D. trichophyllus
F. hypnoides	D. capillifolius	(D. exannulatus)
Rhynchostegium riparioides	D. Sendtneri	Amblystegium riparium

Von den Moosen wurden nur die der Hydrobiontenstufe sowie einige auf unbedeutend über die Normalwasserlinie sich erhebenden Bülden der Röhrichte vorkommende Arten beachtet.

Von den über Wasser ragenden Arten der Hydrobiontenstufe wurden die folgenden grössere Bestände bildenden Schilfgewächse eingehender berücksichtigt, da sie ja in recht hohem Masse die Verhältnisse an den für untergetauchte Hydrobionten geeigneten Standorten verändern:

Typha angustifolia	Phragmites communis	Sc. Tabernaemontani
T. angustifolia $\times$ latifolia	Glyceria maxima	Acorus Calamus
T. latifolia	Scirpus maritimus	
Sparganium ramosum	Sc. lacustris	Equisetum fluviatile

In der Hydroamphibiontenstufe kommen im Gebiet ferner einige gewöhnlich zerstreut wachsende und ihre Hauptverbreitung eher in der Geoamphibiontenstufe aufweisende Luftblattkräuter und Schilfgewächse vor, z. B. in den äusseren Teilen des Gebietes *Scirpus uniglumis*, *Triglochin maritimum* und *Aster Tri-polium*, in den innersten Teilen *Scirpus palustris*, *Iris Pseudacorus* und *Lysimachia thyrsiflora*. Diese Arten wurden zwar in den Standortsaufzeichnungen verzeichnet, werden aber hier nicht behandelt.

Von den Algen werden nur einige in grösseren Mengen vorkommende, leicht bestimmbare, mit den höheren Wasserpflanzen um Raum ringende Arten hier behandelt (in den Feldaufzeichnungen wurden aber auch andere Arten berücksichtigt):

Fucus vesiculosus	Vaucheria sp. (steril)
Stictyosiphon tortilis	Cladophora aegagropila

### Arbeitsmethode.

Meine eigenen Feldarbeiten sind hauptsächlich in den Jahren 1936—1939 und 1945—1948 ausgeführt. Sie fanden in den verschiedenen Jahren in den folgenden Zeitabschnitten<sup>1</sup> statt: 1936 18. Juli — 6. Aug., 16. Aug. — 20. Sept.,

<sup>1</sup> Zerstreute Beobachtungen wurden auch in anderen Jahreszeiten gemacht.



30. Okt. — 1. Nov.; 1937 25. Juli — 20. Sept.; 1938 18. Juli — 10. Okt.; 1939 24. Juli — 24. Sept.; 1945 26. Juli — 24. Sept.; 1946 30. Juli — 1. Sept.; 1947 8—30. Aug.; 1948: 19—21. Nov. Während aller oben erwähnten Jahre war ich in Tvärminne wenigstens ein paar Wochen vor Beginn der Sommerarbeiten. Diese konnten aber gewöhnlich nicht früher begonnen werden weil die Wasservegetation, und speziell die höhere Meeresvegetation, sich ja recht spät entwickelt.

Den ersten Sommer, 1936, verwandte ich vor allem dazu, die im Gebiet vorkommenden Wasserpflanzen nicht nur im fertilen sondern auch im sterilen Zustande unterscheiden zu lernen. Ein Erkennen nicht nur der fertilen sondern auch der sterilen Pflanzen ist selbstverständlich eine Grundvoraussetzung für das Ausführen von Vegetationsuntersuchungen überhaupt. Leider findet man aber, dass in Arbeiten über Wasservegetation die sterilen Individuen oft unbeachtet blieben. Auch in den späteren Sommern habe ich, wo neues Material hinzukam, dieser Frage Interesse gewidmet. Einige Ergebnisse dieses Teiles der Untersuchung sind bereits veröffentlicht (LUTHER 1947a).

Die Hauptaufgabe, die ich mir beim Beginn der Untersuchung aufgestellt hatte, war die Verbreitung und Frequenz der verschiedenen Arten im Gebiet möglichst genau zu ermitteln. Gleichzeitig wurden, wo es ohne grösseren Zeitverlust möglich war, ökologische Beobachtungen gemacht. *Um eine möglichst genaue Darstellung der Frequenzverhältnisse zu erzielen wollte ich es versuchen die gesamte von höherer Wasservegetation eingenommene Stufe durch unmittelbar an einander grenzende Standortaufzeichnungen zu untersuchen. Die Probeflächen sollten eine sich ununterbrochen vom Meeressaum bis in die innersten Teile der Pojowiek erstreckende Fläche decken.* Die Durchführung dieses Programmes erwies sich als sehr zeitraubend, ist mir aber doch gelungen. Wie schon hervorgehoben wurde, ist eine derartige Untersuchung im Bereich der Ostsee früher nicht ausgeführt worden. Die Untersuchung ULVINENS (1937, S. 28) scheint der von mir aufgestellten Aufgabe am nächsten zu stehen, seine »Spezialobservationsstellen« liegen in Bezug auf die Strandvegetation jedoch in 200—400 m Abstand von einander, in Bezug auf die Wasservegetation teilt er nur mit, dass die »gesamte Uferlinie... mindestens zweimal abgesritten wurde« und dass »Beobachtungen über die Wasserflora ferner vom Boot aus angestellt wurden, wobei die Dregge fleissig zur Anwendung kam«.

Wo es nur möglich war wurde der Strand in an einander grenzende, möglichst homogene, quer zur Strandlinie verlaufende Bänder von 40—50 m Breite eingeteilt. Wo der Charakter des Strandes sich änderte konnte die Strecke auf 30 m herabgesetzt werden. Falls eine 30 m lange homogene Strecke nicht vorhanden war, wurde in einer 30—50 m umfassenden Aufzeichnung die Verbreitung der Arten auf den verschiedenartigen, kleineren Standorten verzeichnet. Jedes solches Band wurde in Tiefenzonen eingeteilt, die je nach

der Uferböschung verschieden gefasst wurden. An sehr seichten Stränden wurde ein Gebiet von  $50 \times 50$  bis  $40 \times 40$  ( $30 \times 30$ ) m in einer Aufzeichnung beschrieben. Bei steilerer Böschung wurde das Gebiet von 0,0—1,0 m Tiefe in einer, das von 1,0—2,5 m in einer zweiten und das von 2,5—6,0 m in einer dritten Aufzeichnung beschrieben. Ausserhalb des äussersten Gebietes mit höherer Wasservegetation wurden noch zwei Gebiete durchmustert. Den oben genannten Tiefengrenzen wurde nicht streng gefolgt, oft waren andere Grenzen lokal zweckmässiger. In den Standortsaufzeichnungen wurden die vertikalen Verbreitungsgrenzen der Arten verzeichnet, wodurch der Nachteil der verschiedenartigen vertikalen Grenzen der Standortsaufzeichnungen an Bedeutung verliert.

*Mit der oben geschilderten Begrenzung der untersuchten Fläche einer Standortsaufzeichnung habe ich teils versucht die Stufe der höheren Wasservegetation möglichst homogen und vollständig zu untersuchen, teils versucht dem Material eine für eine statistische Behandlung doch einigermaßen geeignete Form zu geben. Die Untersuchung kann also eine Totaltaxierung der gesamten mit höherer Wasservegetation bewachsenen Stufe genannt werden.*

VAARAMA (1938) hat eine Linientaxierung der höheren Wasservegetation an in einer Entfernung von 2 km von einander verlaufenden Linien im Grosssee Kallavesi ausgeführt. In einem sowohl geologisch wie biologisch so einheitlichen See, wie der Kallavesi es ist, kann ein befriedigendes Ergebnis erzielt werden auch wenn die Linien in 2 km Entfernung von einander verlaufen. In meinem Gebiet, wo die Standortsfaktoren viel grösseren Variationen unterworfen und die Schärenzonengrenzen stellenweise zusammengedrängt sind, kann eine derartige Linientaxierung nicht zu dem von mir erstrebten Ergebnis führen. Meine Untersuchungsmethode kann auch als eine Linientaxierung aufgefasst werden, wo die stets senkrecht zur Hauptuferlinie verlaufenden Linien unmittelbar aneinander grenzen. Meine Aufzeichnungen können aber nicht in streng statistischer Weise verwandt werden, da sie sich gewissermassen den lokalen Verhältnissen anpassen. Es wäre denkbar gewesen von kleineren Probeflächen auszugehen, dabei hätte aber die Arbeit entweder noch weit mehr Zeit erfordert, oder an Bedeutung verloren, falls Lücken zwischen den Probeflächen gelassen worden wären.

In jeder Standortsaufzeichnung wurde die Reichlichkeit der auftretenden höheren Wasserpflanzen ermittelt. Nach exakten Methoden (Sprosszahlberechnungen, prozentueller Deckungsgrad u. s. w.) hätte dieses in seichtem Wasser geschehen können, wäre aber betreffs der Tiefenvegetation nicht möglich gewesen. Da ich eine Behandlung der gesamten höheren Wasservegetation unter identischen Voraussetzungen erstrebt habe, wurde die selbe 7-gradige Skala sowohl für die okular besichtigte Vegetation des seichten Wassers wie für die Tiefenvegetation, die nur durch Untersuchung

der von der Harke heraufgeholtten Proben ermittelt werden konnte, verwandt.

Die Reichlichkeitsangaben der vorliegenden Untersuchung geben den durchschnittlichen Dichtegrad der Sprosse der betreffenden Art in der Probe-  
fläche an. So weit der Boden von der Oberfläche aus sichtbar war, war es  
möglich die Reichlichkeitsangaben durch nähere Beobachtungen, wie z. B.  
über fleckenweises Auftreten, zu ergänzen. In grösseren Tiefen war dieses  
dagegen unmöglich. Ich bin mir dessen bewusst, dass Reichlichkeitsanga-  
ben dieser Art als extensiv anzusehen sind, habe aber bei Festhalten des  
ursprünglichen Arbeitsplanes keine besser befriedigende Schätzungsmethode  
finden können. MARISTO (1941, S. 18) hat auch eine derartige Schätzung der  
Reichlichkeit als die zweckmässigste »beim raschen Arbeiten«, d. h. bei einer  
eher floristisch-ökologischen als soziologischen Arbeitsmethode, gefunden. Er  
hat die allgemeine, 7-gradige Reichlichkeitsskala NORRLINS verwandt, obwohl  
er zugiebt dass sie sich auf eine ganz willkürliche Schätzung gründet. Diese  
7-gradige Reichlichkeitsskala ist u. a. auch in den späteren Wasservegetations-  
untersuchungen HÄYRÉNS angewandt. Sie eignet sich überhaupt für Unter-  
suchungen von solchen mosaikartigen Pflanzenbeständen, die rein soziologisch  
schwer zu fassen sind, so hat KOTILAINEN (1944, S. 65) sich dieser Skala in  
seinen Felsenvegetationsuntersuchungen bedient. Um in möglichst hohem  
Masse die Subjektivität aus der Schätzung zu eliminieren habe ich die 7-  
gradige Skala der 10-gradigen Skala NORRLINS zur Seite gestellt. Tab. 4 ver-  
anschaulicht die Relationen zwischen der 10-gradigen Reichlichkeitsskala  
NORRLINS (nach HÄYRÉN 1902, S. 172) und der 7-gradigen Skala, so wie sie  
von mir angewandt wurde:

Tab. 4. Die Reichlichkeitsskalen NORRLINS mit einander verglichen. Erklärung im Text.

Die 10-gradige Skala				Die 7-gradige Skala		
Einmischung von	{ 0—4 }	10	}	} cpp copiosissime sehr reichlich		
Sprossen anderer	{ 4—6 } Deck-	9				
Pflanzen	{ 6—7,5 } end	8				
Sprossabstand cm	2,5—15	7	}	} cp copiose reichlich		
»	» 15—45	6		} st cp sat copiose zieml. reichlich		
»	» 45—90	5	}	} sp sparsim zerstreut		
»	» 90—180	4		} st pc sat parce zieml. spärlich		
»	» 180—450	3	}	} pc parce spärlich		
»	» 450—900	2		} pcc parcissime sehr spärlich		
»	» 900—	1				

In seichtem Wasser wurden Vergleiche zwischen den beiden Schätzungs-  
weisen ausgeführt. Erst wurden Reichlichkeitsangaben auf Grund einer



okularen Besichtigung verzeichnet, wonach die Harke verwandt wurde und die Schätzung der eingeholten Wasserpflanzenmengen auf Grund der Ergebnisse der okularen Besichtigung geschah. Durch diese Vergleichsmethoden gewann die 7-gradige Skala recht stark an Objektivität.

Die Strandgewässer bis 0,5—1,0 m Tiefe wurden durch Waten unter gleichzeitigem Verzeichnen der Wasservegetation untersucht. Schon die Untersuchung der Strandgewässer erwies sich als oft sehr zeitraubend und Kräfte fordernd im Vergleich zu den Vegetationsaufnahmen an Land. Die Untersuchung der tiefer gelegenen Böden war noch weit schwieriger. Da die tiefer gelegene Wasservegetation von der Wasseroberfläche aus nicht sichtbar ist musste die Untersuchung, wie schon hervorgehoben wurde, gänzlich vermittels einer Durchmusterung der mit Fanggeräten heraufgeholten Wasserpflanzen geschehen. Ich verwandte zu diesem Zweck eine »Harke« von dem in Finnland gewöhnlichen Typus, von mir etwas abgeändert. Die Harke (Fig. 3) besteht aus einem 38 cm langen, 4 cm hohen und 1,3 cm dicken Platteisenstück durch das 12 festgenietete, insgesamt 25 cm lange und 0,8 cm dicke Eisenzinken auf etwa 3 cm Abstand voneinander senkrecht verlaufen. Die Zinken sind an beiden Seiten in stumpfem Winkel geknickt und zugespitzt. In den beiden Enden des Platteisenstückes ist ein im Winkel gebogenes Rundeisen von 1 cm Durchmesser befestigt, an diesem wieder auf 40 cm Abstand vom Platteisenstück das 30 m lange Zugseil

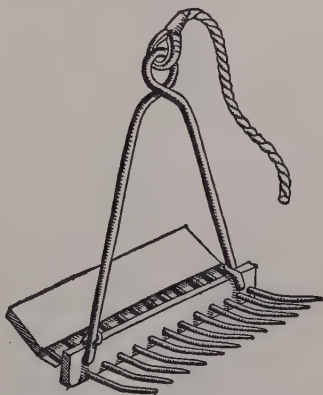


Fig. 3. Die Harke.

der Harke. Um das Tragen der Harke zu erleichtern werden die Zinken nach dem Gebrauch der Harke mit zwei Schutzkappen aus Blech versehen. Diese Harke ist etwas schwerer als die in Finnland gewöhnlich benutzten und arbeitet deshalb besser. Das schwere Platteisen und der recht grosse Abstand zwischen diesem und dem Befestigungspunkt des Zugseiles bewirken, dass die Harke sich beim Ziehen zurechtlegt, was nicht immer bei den früher gebrauchten Modellen der Fall war. Sogar auf hartem Sand- und Tonboden, wo die älteren Modelle unzuverlässig arbeiten, hat meine Harke sich bewährt.

In seichtem Wasser habe ich festgestellt, dass die Harke wirklich alle höheren Wasserpflanzen in befriedigender Weise einholt. Proben wurden an verschiedenen Tagen von dem selben Standort teils mit der Harke, die die Wasserpflanzen an den Zinken aufsammelt, teils mit einem Kescher mit einer geraden Schneide (Pfahlkratzer), der die Pflanzen in seinen Sack einholt, gesammelt. Die Ergebnisse der beiden Einsammlungsmethoden zeigen

keine grösseren Unterschiede, die Harke scheint jedoch etwas zuverlässiger zu sein, da sie ja Material von einer grösseren Fläche einholt. Als Beispiel dieser Vergleichsmethode können die folgenden Standortsaufzeichnungen dienen:

Tvärminne Byviken, W von Konungsholmen. 75—85 cm Tiefe, Gytta. *Cladophora*, *Zygnemaceen* etc. st cp.

11. 9. 1936. Harke	12. 9. 1936. Pfahlkratzer
<i>Potamogeton filiformis</i> pc ster.	<i>Potamogeton filiformis</i> pc ster.
<i>P. pectinatus</i> cpp, fert. pc	<i>P. pectinatus</i> cpp ster.
<i>P. panormitanus</i> pc ster.	<i>P. panormitanus</i> st cp ster.
<i>P. perfoliatus</i> pcc ster.	<i>Zannichellia repens</i> sp fert.
<i>Ruppia</i> »maritima» st pc, c. fl.	<i>Ranunculus circinatus</i> pc ster.
<i>Zannichellia pedunculata</i> pc fert.	<i>Chara tomentosa</i> sp
<i>Z. repens</i> sp fert.	
<i>Ranunculus circinatus</i> pc ster.	
<i>Chara tomentosa</i> pc	

Die Unterschiede zwischen den beiden Aufzeichnungen sind teils durch die oben erwähnte grössere Zuverlässigkeit der Harke, teils wohl durch ein fleckenweises Auftreten seltnerer Arten bedingt.

In grösserer Tiefe wurde auf weichem Boden das Ergebnis der Harke mit dem einer Dreieck-Dredge, die die gesamte Oberflächenschicht des Bodens in ihrem Sack einsammelt, verglichen. Auch hier waren die Ergebnisse völlig befriedigend. Auf hartem Sandboden arbeitete die Dreieck-Dredge nicht befriedigend. Ich versuchte deshalb mit einem quantitativen Bodengreifer nach EKMAN-BIRGE Vergleichsmaterial zu erbeuten. Der Bodengreifer ist aber bei Wellengang schwer zu handhaben und gibt dazu auf hartem Sandboden kaum bessere Ergebnisse als die Dreieck-Dredge. Ferner habe ich auf Sandboden noch eine Bodenhobel (KARLING 1937) verwandt, die in einigen Fällen ebensogute Ergebnisse wie die Harke gab, in anderen Fällen aber unbefriedigend arbeitete. Schliesslich wurde noch ein vom Institut für Meeresforschung zu Verfügung gestellter Wassergucker zur Kontrolle der Arbeitsweise der Harke in 1,0—2,5 m Tiefe verwandt. Auch sonst wurde der Wassergucker in den äusseren Teilen des Gebietes, wo das Wasser klar ist, oft bei der Durchmusterung der Vegetation in diesen Tiefen verwandt.

Die einzigen Böden, deren Vegetation nicht mit der Harke untersucht werden kann, sind die Felsen- und Steinböden, sowie die von Beständen der Schilfgewächse eingenommenen Böden. Die Felsenböden können hier grösstenteils ausser Acht gelassen werden, da sie keine höhere Wasservegetation beherbergen können, Steinböden mit höherer Wasservegetation kommen äusserst selten in solchen Tiefen vor, dass sie nicht okular besichtigt werden können. Wo die Bestände der Schilfgewächse eine Tiefe erreichten, die nicht ein okulares Durchmustern der Vegetation erlaubten, mussten die unter der

Sichttiefe gelegenen Böden durch Stossen und Wühlen mit einem Ruder untersucht werden. Hierbei schwammen losgerissene Blätter und Individuen der eventuell vorhandenen Gefässpflanzen (hier besonders Isoëtiden) langsam zur Oberfläche herauf. Dagegen entzogen sich die hier möglicherweise spärlich vorkommenden Characeen und Wassermoose (sowie die anderen Benthopleustophyten) einer Untersuchung nach dieser Methode, weil sie schwerer als das Wasser sind und nicht zur Oberfläche heraufstiegen. Die quantitative Beurteilung geschah auch bei dieser Methode auf Grund eines in Isoëtidenbeständen des röhrichtlosen Bodens gemachten Vergleiches der Ausbeuten der verschiedenen Untersuchungsmethoden.

Auf seichterem Wasser wurde das Boot verankert, die Harke möglichst weit ausgeworfen und mit Handkraft eingezogen. Es zeigte sich dass, wenn die Harke in seichterem Wasser 5 Mal nach 15 m Abstand ausgeworfen wurde, das eingeholte Material eine befriedigende Darstellung der Vegetation ergab. In grösseren Tiefen, wo die Vegetation lichter ist und wo die Länge des Seiles grösser sein muss, müssen auch mehr Würfe (in 6 m Tiefe 10 Würfe) gemacht werden. Die Harke arbeitete noch in 10 m Tiefe recht befriedigend falls viel Seil ausgegeben wurde, so dass der Winkel zwischen Seil und Boden klein war. Auf tieferem Wasser wurde der Aussenbordmotor des Exkursionsbootes beim Harken als Zugkraft verwandt, was die Arbeit erleichterte. Im Sommer 1945, teilweise auch 1946, konnte wegen Brennstoffmangels kein Motorboot verwendet werden, wodurch die Arbeit erschwert wurde, da auch alle Tiefenproben mit Handkraft gesammelt werden mussten, was besonders an den Tonböden der innersten Pojowiek recht anstrengend war. Bei der Reichlichkeitsschätzung auf Grund der von der Harke heraufgeholtten Wasserpflanzen muss selbstverständlich die Länge der geharkten Strecke beachtet werden, wenn auch eine streng quantitative Schätzung auf Grund des heraufgeholtten Materials und der Strecke schwer durchzuführen ist.

Die Wassertiefe wurde mit einer über einen die auslaufende Drahtseillänge registrierenden Meterrad laufenden Drahtseil-Lotschnur ermittelt. Die Lotschnur ist an einer Handwinde befestigt (vgl. Taf. IV: 2). Der Lotapparat ermöglicht ein schnelles und bequemes Loten. Zu den Tiefenangaben wurde später eine in cm Hoch- und Niedrigwasser ausgedrückte Angabe über den Wasserstand des Untersuchungstages gefügt. Für das Jahr 1936 wurden die Messungen in der Pojowiek mit den Wasserstandswerten aus Skuru berichtigt, während die übrigen Messungen mit den Tvärminnewerten berichtigt wurden. Die Messungen der späteren Jahre wurden alle mit den Tvärminnewerten berichtigt, da die Wasserstandsbeobachtungen in Skuru mit dem Ausgang des Jahres 1936 aufhörten. Die Wasserstandskurven für Tvärminne und Skuru im Jahr 1936 (Fig. 2) zeigen, dass die gleichzeitigen Variationen des Wasserstandes an den beiden Stationen recht unbedeutend sind. Die



Tvärminnewerte können deshalb als Regel ohne Nachteil für die Berichtigung der Pojowiek-Tiefenmessungen verwandt werden. Um grössere Fehler in dieser Hinsicht zu vermeiden wurde aber beim Arbeiten in den inneren Teilen des Gebietes für jeden Tag der ungefähre Wasserstand aus der Tiefenlage der annähernd an die Mittelwasserstandslinie gebundenen Vegetationslinien geschätzt. Meistens stimmte diese Schätzung mit den Wasserstandsmessungen in Tvärminne recht gut überein. Wo dieses nicht der Fall war wurden die Werte mit den Schätzungen berichtigt, diese Angaben wurden aber nur mit Vorsicht gebraucht.

Die Bodenbeschaffenheit in tieferem Wasser ist gewöhnlich aus den von der Harke und dem Tiefenlot heraufgeholtten Bodenproben hervorgegangen.

In hydrologischer Hinsicht fusst die Darstellung hauptsächlich auf den Untersuchungen von WITTING, BUCH und HALME. Selbst habe ich nur einige Salzgehaltproben genommen. Die allgemeine Darstellung der Salzgehaltverhältnisse fusst auf die oben genannten Darstellungen. Die 155 von mir gesammelten Salzgehaltproben sind hauptsächlich an Verbreitungsgrenzen der Arten und solchen Stellen genommen, wo die lokalen Salzgehaltverhältnisse durch einmündende Bäche, weite, isolierende Röhrichte oder andere derartige Faktoren als abweichend angenommen werden können. Die Proben sind von dem Institut für Meeresforschung analysiert worden.

Von den auf den Strandfelsen der Meereszone und der äusseren Schärenzone im Gebiet reichlich vorkommenden Felsentümpeln (s. JÄRNEFELT 1940, HÅKAN LINDBERG 1944) wurden nur diejenigen recht wenigen beachtet, die in der vorliegenden Untersuchung behandelte Wasserphanerogamen beherbergten. Die Wassermoose dieser Tümpel wurden mit wenigen Ausnahmen nicht beachtet, da sie wohl meistens nur zeitweise submerse Formen von in der Nahumgebung terrestrisch wachsenden Moosen sind.

Die Standortsaufzeichnungen wurden auf den Exkursionen in Hefte eingetragen und numeriert. Eine geographische Einheit, wie eine Insel, eine Bucht, das Gebiet eines Dorfes, bekam eine Hauptnummer unter welcher jede Standortsaufzeichnung ihre laufende Nummer hatte. Von kritischen Formen wurden Proben mitgenommen und bestimmt, gewöhnlich auch gepresst wobei die Nummer des Standortes notiert wurde. Überhaupt wurde ein recht grosses Material konserviert. Nach der Bestimmungsarbeit wurden die Aufzeichnungen reingeschrieben und die Fundorte der meisten Arten sogleich auf Arbeitskarten (1 : 100 000) eingetragen. Die Punkte wurden in diesen Karten so klein gezeichnet, dass gewöhnlich jeder Fundort seinen eigenen Punkt bekommen hat. In dieser Weise treten die Lücken in der Verbreitung hervor und eine verdächtige Abwesenheit einer Art in einer Lücke konnte gleich auf der folgenden Exkursion in die Gegend nachgeprüft werden.

Die endgültigen Verbreitungskarten wurden nach einer Kontrolle des eingesammelten Materiales auf Grund der ursprünglichen Punktkarten und der Standortsaufzeichnungen angefertigt (s. unten).

### Untersuchungsintensität und Bodenbeschaffenheit.

*Untersuchungsintensität.* Bei der Besprechung von Verbreitungsangaben ist es von grosser Bedeutung die Untersuchungsintensität zu kennen, da der den Verbreitungsangaben zukommende Wert selbstverständlich hiervon abhängig ist. Die von mir angewandte Untersuchungsmethode wurde schon (S. 47) beschrieben. Aus dieser Darstellung geht hervor, dass ich durch Standortsaufzeichnungen, die sich auf kleine, höchstens  $50 \times 50$  m fassende, unmittelbar an einander grenzende Flächen beziehen, versucht habe die gesamte von höherer Wasservegetation eingenommene Stufe möglichst genau zu untersuchen. Die Untersuchungsintensität geht auch aus der Karte 100 hervor, auf welcher ein Punkt etwa 1—3 von mir untersuchten Flächen entspricht. Die in den ursprünglichen Arbeitskarten eingetragenen Punkte sind von dieser Grösse, es war aber nicht möglich Verbreitungskarten in diesem Massstabe zu veröffentlichen, weshalb die Zahl der Punkte in den Karten 5—99 zum Teil etwa auf die Hälfte herabgesetzt werden musste.

Die in Karte 1 eingetragenen Grenzen der Schärenzonen zeigen, dass ausser der inneren Schärenzone (IS) alle Zonen im Gesamtmaterial recht gut repräsentiert sind. Die geringere Zahl von Probeflächen in der inneren Schärenzone ist durch die geringe Ausdehnung des zu dieser Zone gehörenden Teiles der Tvärminne—Skuru-Rinne bedingt. Von den 289 Probeflächen in der Meereszone hatten nur 11 höhere Wasservegetation, weil für diese geeignete Lokale in dieser Zone selten sind, die Zone ist jedoch ebenso gut untersucht wie die benachbarten Zonen.

Die gesamte untersuchte Uferlänge beträgt, mit einem Kurvimeter auf Karten im Massstab 1:20 000 abgeschätzt, etwa 251 km (MZ 25 km, AS 117 km, AK 29 km, IS 22 km, KZ 15 km, PW 43 km). In diesen Werten sind auch die in der vorliegenden Arbeit ausgelassenen Felsböden einbegriffen.

Tab. 5 veranschaulicht die Zahl der untersuchten Probeflächen in den Tiefenstufe 0,0—7,5 m in den verschiedenen Schärenzonen. Aus praktischen Gründen wurden aus der Tabelle die 640 untersuchten Kontroll-Probeflächen in grösserer Tiefe fortgelassen. An diesen letztgenannten Flächen wurden vor neulich hinabgeschwemmten Ind. abgesehen keine lebenden höheren Wasserpflanzen mehr beobachtet.

Von den Felsentümpeln in MZ und AS wurden nur einige beachtet (12 in MZ, 10 in AS), in denen hier behandelte Arten vorkamen. Reine Süsswasser-

Tab. 5. Die Zahl der von mir untersuchten Probeflächen der Tiefenstufe 0—7,5 m in den verschiedenen Schärenzonen. I = Probeflächen mit höherer Wasservegetation. II = Probeflächen ohne höhere Wasservegetation. III = Summe der untersuchten Probeflächen.

Zone	I	II	III
Meereszone (MZ) .....	11	278	289
Äussere Schärenzone (AS) .....	1235	867	2102
Äussere Küstenzone (AK) .....	700	109	809
äusserer Teil (AKa) .....	(509)	(48)	(557)
innerer Teil (AKi) .....	(191)	(61)	(252)
Innere Schärenzone (IS) .....	320	106	426
Byviken in Tvärminne (ISb) .....	(117)	(6)	(123)
eigentliche IS (ISe) .....	(203)	(100)	(303)
Küstenzone (KZ) .....	383	139	522
Pojowiek (PW) .....	1171	561	1732
Summe .....	3820	2060	5880

tümpel wurden meistens ausser Acht gelassen. Die Felsentümpelfundorte sind nicht in Tab. 5 beachtet.

Ausser meinen eigenen Aufzeichnungen habe ich noch einige von Prof. Dr. ERNST HÄYRÉN gütigst zu meiner Verfügung gestellte Standortsaufnahmen verwerten können. Die meisten, 67 (+23 ohne höhere Veg.), von diesen sind in der Küstenzone ausserhalb meines eigentlichen Untersuchungsgebietes gelegen.

Im speziellen Teil werden die Daten über das Auftreten der Arten anfangs gesondert für die verschiedenen Schärenzonen gegeben, weil diese in ökologischer Hinsicht recht natürliche Einheiten darstellen. Beim Vergleich der Angaben aus den verschiedenen Zonen darf natürlich nicht vergessen werden, dass die jeweils erwähnten Fundortszahlen in Beziehung zu den verschiedenen grossen Totalsummen der Probeflächen (Zeile I in Tab. 5) und den Summen der F der betreffenden Art in den verschiedenen Zonen gestellt werden müssen; die Zahlen dürfen also nicht ohne weiteres unter einander verglichen werden.

Es schien mir nicht erwünscht die Fundortszahlen umzurechnen oder auf eine der gebräuchlichen Frequenzskalen zu reduzieren.

ULVINEN (1937, S. 42) hat neben den festgestellten Fundortszahlen in den Teilgebieten seines Untersuchungsgebietes noch auf 100 Strandkilometer umgerechnete Zahlen veröffentlicht. Diese Zahlen erleichtern natürlich etwas den Vergleich, sie täuschen aber leicht die Ansicht vor, dass die Verteilung der Arten innerhalb der verschiedenen Schärenzonen homogen wäre, was aber bei den dort mosaikartig wechselnden Umweltverhältnissen keineswegs der Fall zu sein braucht.



Die Frequenzskalen sind meistens äusserst subjektiv und nur in  $\pm$  rein floristischen, nicht sehr detaillierten Untersuchungen von grösserem Wert. ULVINEN (1937, S. 41) und NYSTRÖM (1938, S. 12) haben die Frequenzskala von NORRLIN exakter gefasst. Diese Skala — wie die Frequenzskalen überhaupt — gehen von der Zahl der Fundplätze in Vergleich zur Totalzahl der Beobachtungsplätze aus. Hierbei wird das Ergebnis natürlich verschieden je nachdem man ein Gebiet regional ohne Rücksicht auf die verschiedenartigen, dort vorkommenden Standorte untersucht oder nur eine oder einige der dort vorkommenden Standortstypen als Grund der Frequenzprüfung herausgreift. Am besten eignet sich die Häufigkeitsdarstellung durch Frequenzangaben im früher erwähnten Falle. Hierbei werden nicht die der Pflanze zusagenden Standorte von den ihr völlig undienlichen unterschieden. Bei ökologischer Zielsetzung wäre es natürlich eher zweckmässig angeben zu können, welche die Frequenz der Pflanze auf den ihr zusagenden Standorten ist. Bisher dürfte aber die Ökologie keiner einzigen höheren Wasserpflanze so genau bekannt sein, dass dieses möglich wäre.

Will man den von mir veröffentlichten Fundortszahlen eine Form geben, die einen Vergleich ermöglicht, so dürfte eine prozentuelle Darstellungsweise die beste sein.

*Bodenbeschaffenheit.* In der allgemeinen Schilderung der Schärenzonen (S. 16—24) wurde die hauptsächliche Bodenbeschaffenheit in den verschiedenen Zonen auch erwähnt. Bei der Besprechung der Verbreitung und Ökologie der verschiedenen Arten sind aber exaktere Angaben über die Verteilung der verschiedenen Bodenarten auf die Schärenzonen notwendig. Tab. 6 veranschaulicht den prozentuellen Anteil der Bodenarten an der Gesamtzahl von mir untersuchter Probeflächen mit höherer Wasservegetation in den hier verwendeten Schärenzonen. Da hier die Flächen, wo keine höhere Wasservegetation vorkam, nicht berücksichtigt sind, ist die Tabelle also nicht einer Gesamtschätzung der Bodenbeschaffenheit in dieser Tiefenlage gleich, da z. B. Felsenboden überhaupt nicht berücksichtigt ist obgleich er physiognomisch in den äusseren Teilen des eigentlichen Schärengebietes durchaus dominierend ist.

Tab. 6 zeigt, dass der Steinboden in der Meereszone und der äusseren Schärenzone dominiert, der Sandboden in der äusseren Küstenzone stark überwiegt und Gytjtja in der inneren Schärenzone und der Küstenzone vorherrschend ist. In der Pojowiek dominieren abwechselnd Gytjtja und Ton. In den äusseren Zonen ist Gytjtjaboden hauptsächlich auf grössere Tiefen beschränkt, wo die Einwirkung des Wellenschlages nicht so stark ist, andere feinkörnige Bodenarten sind dort äusserst selten. In den inneren Zonen kommen dagegen grobkörnige Bodenarten fast nur in der Nähe der Oberfläche an stärker exponierten Stellen vor.

Tab. 6. Der prozentuelle Anteil der verschiedenen Bodenarten an der Gesamtzahl untersuchter Probeflächen mit höherer Wasservegetation in den verschiedenen Schärenzonen.

Schärenzone	MZ	AS	AK	IS	KZ	PW
Probeflächen	11	1235	700	320	383	1171
Stein .....	42,9	28,6	4,2	14,8	4,0	10,4
Grus .....	28,5	3,4	3,9	—	—	0,2
Stein-Sand .....	—	24,8	6,8	6,4	9,6	3,8
Sand .....	14,8	17,0	69,1	13,6	5,7	2,4
Schluff .....	—	2,6	2,2	2,4	2,2	4,1
Sand-Ton .....	—	2,7	0,8	5,5	9,4	6,3
Ton .....	—	0,5	—	12,8	18,2	25,5
Sand-Gyttja .....	—	10,0	7,6	12,1	4,2	2,1
Ton-Gyttja .....	—	—	—	6,9	18,7	14,9
Gyttja .....	14,8	10,4	5,4	25,3	27,8	25,0
Humus-Gyttja .....	—	—	—	0,2	0,2	5,8

Leider war es mir nicht möglich bei der Feldarbeit näher auf die Bodenbeschaffenheit einzugehen. In Bezug auf die mineralischen Bestandteile wurde bei der Untersuchung die gebräuchliche Einteilung nach der Korngrösse befolgt. Die »Stein«-Kategorie umfasst hauptsächlich durch die Wellentätigkeit freigewaschene Geröllsteine. Für diese Kategorie wird oft das Wort »Geröll« gebraucht, das jedoch auch für das gesamte Moränenmaterial Verwendung fand, weshalb es nicht eindeutig ist und in Gebieten mit durch die Wellentätigkeit  $\pm$  deutlich geschichtetem Moränenmaterial lieber vermieden werden soll. Unter den organogenen Böden kommt im Gebiet vorwiegend die (Feindetritus-)Gyttja in Betracht, teilweise mit Grobdeitritusgyttja (vorwiegend *Fucus*-Sapropel) vermischt oder durch sie ersetzt. Humöse Böden kommen besonders in PW uferwärts von den Röhrichten vor, meistens sind sie mit Gyttja vermischt. Der humöse Bestandteil besteht entweder aus Humus-Ausflockungen oder destruierten Pflanzenresten. Die humösen Böden werden meistens als Humus-Gyttja angeführt, da eine nähere Aufteilung während der Feldarbeiten nicht vorgenommen werden konnte. Die ab und zu vorkommenden Anhäufungen von  $\pm$  undestruierten Pflanzenresten werden als Förna angeführt (vgl. SERNANDER 1918; NAUMANN 1931, S. 74), vorwiegend Rohrförna.

Oft treten 2 der hier erwähnten Bestandteile im Gebiet vermischt auf, wobei der (in exponierter Lage) meistens oberflächlicher gelegene gröbere Bestandteil erst erwähnt wird. Wo mehr als 2 Bestandteile vermischt auftreten, sind nur selten mehr als 2 von ihnen in grösserer Menge vorhanden.

Während die Bodenart stellenweise über weite Strecken homogen ist wechselt sie anderenorts schon auf kleinstem Raum stark weshalb eine Karte

der Verbreitung der verschiedenen Bodenarten im Untersuchungsgebiet zu stark die Verhältnisse verallgemeinern würde. Um eine Übersicht zu ermöglichen ist im speziellen Teil bei jeder Art nach Möglichkeit bei der Behandlung des Verhaltens zur Bodenart auch Rücksicht auf die Verbreitung der verschiedenen Bodenarten genommen.

## Einteilungsgründe in autökologischen Untersuchungen.

### Die Standortsfaktoren.

Die Ökologie hat die Aufgabe die Beziehungen zwischen Lebewelt und Umwelt festzustellen und sie — wo es möglich ist — kausal zu erklären. Die Einzelorganismen treten fast stets zu Lebensgemeinschaften, Biocoenosen, zusammen. *»Leben und Umwelt ist also gleichbedeutend mit Lebensgemeinschaft und Lebensraum in ihrer Wechselwirkung und als Einheit und Ganzheit«* (THIENEMANN 1941, S. 2; vgl. auch B. ÅBERG & RODHE 1942, S. 239). In der Ökologie unterscheiden wir Synökologie — Ökologie der Lebensgemeinschaften — und Autökologie — Ökologie der Einzelorganismen. Für ein erfolgreiches Betreiben der Synökologie ist es von wesentlicher Bedeutung dass die Autökologie der Bausteine der Lebensgemeinschaften klargelegt ist (vgl. z. B. HULKKONEN 1946, S. 1).

Das Klarlegen der gesamten Autökologie einer Pflanze ist keineswegs leicht. Wir können hier nicht mit von einander unabhängigen Faktoren arbeiten, sondern haben es im Gegenteil mit Einzelfaktoren zu tun, die mit einander wirr verflochten sein können (z. B. DU RIETZ 1929, S. 673) — einige von ihnen entziehen sich auch grösstenteils einer unmittelbaren Beobachtung (Zufall, Verbreitungsgeschichte, Wettbewerb, vgl. LUMIALA 1945, S. 5). Um brauchbare Ergebnisse zu erzielen müssen wir uns meistens das Problem vereinfachen indem wir einige Faktoren oder Faktorenkomplexe ausschalten.

Hierbei kann man auf zwei verschiedenen Wegen vorgehen (LUTHER 1951b):

1. Man wählt sich *einen bestimmten Faktor oder Faktorenkomplex* aus, in Bezug auf welchen eine meistens regionale Untersuchung *unter Ausschaltung übriger Faktorenkomplexe* vorgenommen wird. Hierbei sagen positive Befunde aus, dass die Verhältnisse am Standort der Pflanze passen, negative Befunde beweisen aber keineswegs ohne weiteres dass gerade der untersuchte Faktor daran Schuld ist, dass die Pflanze fehlt (vgl. LUMIALA 1945, S. 13). Um dieses zu beweisen muss es wahrscheinlich gemacht werden, dass die übrigen, nicht untersuchten Standortsfaktoren nicht so stark wechseln, dass sie das Fehlen verursachen können. Gar zu oft wird das in nach dieser Methode gemachten



Untersuchungen versäumt. Wenn aber das nach dieser Methode untersuchte Material sehr gross ist und in Bezug auf die nicht näher untersuchten Faktoren genügend wechselt kann das Ergebnis trotzdem recht brauchbare Fingerzeige in Bezug auf die Bedeutung des untersuchten Faktors geben.

2. Man wählt sich Standorte aus, *die in Bezug auf bestimmte Faktoren homogen sind*. Die homogenen Faktoren scheiden aus der Betrachtung aus und der hierdurch vereinfachte Problemkomplex lässt sich leichter als Ganzheit — oder teilweise — analysieren. Die hierdurch gewonnenen Ergebnisse können wenigstens zum Teil auch in anderen Gebieten verwertet werden, wo eine Untersuchung dieses Problemkomplexes verwickelter sein kann, andere Probleme dagegen leichter untersuchbar sind. Diese Methode ist viel zeitraubender als die erste, dürfte aber besser die wirklichen Standortsansprüche der Art klarlegen.

Der Klarheit wegen mag hier hervorgehoben werden, wie der Standortsbegriff in der vorliegenden Arbeit aufgefasst wird. Ich schliesse mich BRENNER (1927, S. 153) an, der der Definition von FLAHAULT & SCHRÖTER (1910, S. 24) das Wort »gegenwärtig« zufügte: *»Unter Standort versteht man die Gesamtheit der an einer geographisch bestimmten Lokalität gegenwärtig wirkenden Faktoren, soweit sie die Pflanzenwelt beeinflussen«*. Hiermit soll keineswegs behauptet werden, dass die historischen Faktoren in ökologischen Untersuchungen ausser Acht gelassen werden könnten. Sie sind natürlich äusserst wichtig, es scheint mir aber angebracht den Standortsbegriff auf das zur Zeit der Untersuchung Wahrnehmbare zu beschränken (= aktuelle Standortsfaktoren, DU RIETZ 1928, S. 10).

Der Übersichtlichkeit wegen müssen die Standortsfaktoren in Gruppen zusammengefasst werden. Hierbei muss man sich stets dessen erinnern, dass die Faktoren meistens als in inniger Weise mit einander kombiniert auftreten, eine starre Aufteilung in stark gegliederte Gesamtsysteme ist deshalb in der Praxis wenig nützlich.

Als erste Haupteinteilung (nach Ausschaltung der historischen Einflüsse) dient meistens die in abiotische und biotische Faktoren (z. B. BRENNER 1927, S. 151; DU RIETZ 1928, S. 10). Wie BRENNER ziehe ich es vor, die durch Tätigkeit abgestorbener Organismen hervorgerufenen Abänderungen der unbelebten Faktoren zu diesen zu rechnen (s. jedoch S. 117), wodurch die biotischen Faktoren auf Einflüsse der am Standorte gegenwärtig lebenden Pflanzen oder Tiere beschränkt werden.

Die abiotischen Faktoren werden meistens nach SCHIMPER in klimatische und edaphische Faktoren eingeteilt. Diese für eine Untersuchung der Standortsfaktoren der Landpflanzen geeignete Einteilung kann schwerlich in unveränderter Form für die Wasserpflanzen verwendet werden. Die edaphischen

Faktoren beziehen sich nach SCHIMPER (1898, S. 5) auf den Boden, also auf die Rhizosphäre, im Gegensatz zu den sich auf die freie Atmosphäre, also das Medium der Laubspresse der Landpflanzen, beziehenden klimatischen (= atmosphärischen, vgl. BRENNER 1927, S. 148) Faktoren.

Bei den Wasserpflanzen kommt das Wasser noch als drittes Medium hinzu. Die Aufsteller grosszügiger ökologischer Systeme haben meistens sowohl die an den Boden wie die an das Wasser geknüpften Faktoren als edaphisch zusammengefasst (z. B. NICHOLS 1923, S. 21; BRENNER 1927, S. 148; DU RIETZ 1928, S. 10; 1929, S. 674), die Wasserpflanzenforscher verstehen aber unter edaphischen Faktoren oft nur die an den Boden (Lithosphäre, Geosphäre) gebundenen Faktoren (z. B. PEARSALL 1920, S. 182; 1929, S. 667; NAUMANN 1931, S. 126; LOHAMMAR 1938, S. 205; MISRA 1938, S. 411; MARISTO 1941, S. 210). Das Wasser hat zum Teil die Rhizosphärenfunktionen übernommen, zum Teil — oder gänzlich (submerse Pflanzen) — dazu auch die klimatischen Funktionen. Das Wasser als Medium — die Hydrosphäre — nimmt also in ökologischer Hinsicht eine Zwischenstellung zwischen Atmosphäre und Lithosphäre ein, weshalb ich es unbedingt vorziehe, in hydrobiologischen Zusammenhängen *klimatische*, *aquatische* und *edaphische* Standortsfaktoren zu unterscheiden, wie es z. B. EGGLETON (1939, S. 56) und, auf meine Veranlassung hin, OLSEN (1950, S. 335) in Bezug auf die beiden letzteren Faktoren (hydrospheric, lithospheric) tun.

Die biotischen Faktoren teilt DU RIETZ (1928, S. 10) in nicht-anthropogene und anthropogene Faktoren ein. Unter den nicht-anthropogenen Faktoren bleiben, nach Ausschaltung der Einwirkungen der abgestorbenen Organismen auf die abiotischen Faktoren, vorwiegend Konkurrenzfaktoren übrig (vgl. BRENNER 1927, S. 154). Zu diesen Konkurrenzfaktoren gehört teils die Konkurrenz seitens anderer Pflanzen und Tiere, teils aber auch das Vermögen der Pflanze selbst sich auf dem Standort zu behaupten, also ihre Verbreitungsbiologie im weitesten Sinne. Der letztgenannte Faktor ist gerade in Bezug auf die Katastrophen vieler Art ausgesetzten Wasserpflanzen von grosser Bedeutung.

Unter die anthropogenen Faktoren, oft Kulturfaktoren genannt, pflegt man aber auch die Tätigkeit früherer Generationen einzubegreifen, soweit sie bekannt ist.

Die Einzelfaktoren sind wie erwähnt mit einander wirr verflochten. Die Aufgabe der Autökologie besteht teils in einer Feststellung der Reaktion der Organismen den verschiedenen Faktoren gegenüber, teils auch womöglich in einer kausalen Bewertung dieser Reaktion. Hierbei geht es oft hervor, dass die Einstellung einem Faktor gegenüber in natürlicher Weise aus der Einstellung einem anderen Faktor gegenüber folgt. Wir können in diesem Falle von *primären* (bedingenden) und *sekundären* (Folge-)Faktoren sprechen.

Einige Beispiele beleuchten am besten den Charakter dieser Begriffe. 1: Die Wasserpflanzen haben an Standorten wo übrige Einflüsse ausgeschaltet sind eine photisch bedingte Tiefengrenze, wo der photische Faktor also primär das Auftreten der Art bedingt. In dichten Röhrichten wird auch eine photische Grenze erreicht. Hier ist aber ein biotischer Faktor, die Konkurrenz seitens der Röhrichte, primär und der Lichtfaktor sekundär. 2: *Zostera marina* kommt im Gebiet nur auf Sandböden mit frischem Wasser vor. Ein Vergleich mit anderen Gebieten, wo *Zostera* auch auf Gytja wächst, zeigt, dass im Gebiet die Anforderung an frisches, bewegtes Wasser ein primärer Faktor ist, das Auftreten auf Sandböden dagegen eine sekundäre Folgeerscheinung.

Die Begriffe primärer und sekundärer Standortsfaktor sind hier also nicht in der von FRIES (1925, S. 52) vorgeschlagenen Fassung gebraucht. FRIES nennt z. B. die ursprünglichen abiotischen physikalischen und chemischen Faktoren primär, die von der Vegetation selbst geschaffenen Veränderungen in diesen Faktoren sekundär. Praktisch dürfte es, wie BRENNER (1927, S. 151) hervorhebt, u. a. oft unmöglich sein die ursprünglichen abiotischen Faktoren zu rekonstruieren. Deshalb werden hier auch die sekundären physikalisch-chemischen Faktoren sensu FRIES zu den anorganischen Faktoren gezählt.

### Die Lebensformen.

Bei einer ökologischen Schilderung der Wasservegetation ist eine Lebensformeneinteilung von grossem Nutzen. Die bisher gebrauchten Einteilungen waren aber mangelhaft oder in gewissen Teilen inkonsequent. Als Vorarbeit dieser Abhandlung habe ich deshalb einen Vorschlag zu einer ökologischen Grundeinteilung der Hydrophyten veröffentlicht (LUTHER 1949). Hier soll nur eine kurze Übersicht der Einteilung gegeben werden, in Bezug auf Einzelheiten verweise ich auf die erwähnte Arbeit.

*Hydrophyten.* Für Wasserleben angepasste Pflanzen, die gänzlich untergetaucht leben oder nur mit Schwimmblättern oder/und Blütenständen über das Wasser ragen.

*Haptophyten.* Pflanzen, die sich dem Substrat angepresst haben oder gänzlich in dasselbe eingesenkt sind.

*Rhizophyten.* Pflanzen, die sich mit Wurzeln, Grundachsen oder anderen von den Wassersprossen abweichenden Organen in  $\pm$  feinkörnigem Boden befestigen.

*Planophyten.* Pflanzen, die lose im Wasser schweben oder sich nur lose an ein Substrat anheften.

*Planktophyten.* Vom Ufer völlig unabhängige Schwebepflanzen.

*Pleustophyten.* Vom Ufer  $\pm$  abhängige Schwebepflanzen, die entweder an der Oberfläche schwimmen, im Wasser schweben, am Boden lose liegen oder im Schlamm bzw. an anderen Pflanzen lose verankert sind.

*Benthopleustophyten.* Pflanzen, die am Boden liegen, ohne sich mit besonderen Befestigungsorganen zu befestigen.



*Mesopleustophyten*. Im Wasser zwischen Boden und Oberfläche »schwebende« Pflanzen, die sich meistens lose an bodenfesten Pflanzen anhaften.

*Akropleustophyten*. Pflanzen, deren Assimilationsorgane während der Vegetationsperiode an der Wasseroberfläche schwimmen und oberseits für Luftleben angepasst sind.

*Helophyten*. Für teilweises Wasserleben angepasste Pflanzen, deren Vegetationsorgane in die Luft hinaufragen.

*Pleustohelophyten*. Die Wurzelorgane schwimmen frei im Wasser.

u. s. w.

### Die Pflanzen.

Nicht nur die Gruppierung der Standortsfaktoren und der Lebensformen muss von vornherein klar stehen, sondern auch die Anforderung auf Homogenität des zu behandelnden Pflanzenmaterials und seine Gliederung in ökologische Gruppen.

In Arbeiten mit autökologischer Zielsetzung sollte es eine unabweisliche Forderung sein, dass das zu untersuchende Material in erblich möglichst einheitliche Sippen eingeteilt ist. Nur in dieser Weise erhalten wir homogene »Bausteine«, die auf gleichartige äussere Einflüsse gleichartig reagieren. Der Ökologe muss also gleichzeitig Systematiker sein.

In Bezug auf die Wasserpflanzen sind aber die Schwierigkeiten in dieser Hinsicht noch gross. Viele von ihnen sind äusserst modifikativ, sie bilden unter verschiedenen Umweltverhältnissen verschiedene Standortmodifikationen aus. In der Systematik der höheren Wasserpflanzen ist der Unterschied zwischen erblichen Sippen und Standortmodifikationen bei weitem noch nicht so klar wie es in Bezug auf die Landpflanzen der Fall ist. Landpflanzen können zur Klärung diesbezüglicher Fragen leicht nebeneinander gezüchtet werden, höhere Wasserpflanzen weit schwieriger, was besonders für Arten mit speziellen Standortanforderungen gilt (z. B. Brackwasserpflanzen).

Dazu sind unter den Wasserpflanzen auffallend viele Kosmopoliten oder weit verbreitete Arten vorhanden. Inwiefern bei ihnen Ökotypen vorkommen ist nicht bekannt, es ist jedenfalls möglich, dass in dieser Hinsicht z. B. zwischen unseren Sippen mit Winterruhe und denen südlicherer Gegenden ohne Winterruhe Unterschiede bestehen können. In der Literatur finden wir Angaben über die Ökologie der Wasserpflanzen aus von einander weit entfernten Gegenden. Hier sollen vorwiegend Angaben aus Nordeuropa und dem nördlicheren Mitteleuropa zum Vergleich herangezogen werden, da es hier darauf ankommt, die Ökologie der im Untersuchungsgebiet vorkommenden Sippen zu beleuchten.

Viele der hier behandelten Gruppen sind recht kritischer Natur und wurden von verschiedenen Forschern verschieden aufgefasst, teilweise auch verkannt. In Bezug auf solche Sippen habe ich wie SAMUELSSON (1934, S. 5)

ältere sowie unkontrollierbare Angaben nur mit grösster Vorsicht heranzuziehen.

Als Beispiel kritischer Gruppen mögen hier die Gattungen *Ruppia* und *Zannichellia* angeführt werden (vgl. LUTHER 1947a, S. 10). In beiden Gattungen unterscheide ich drei »Arten« (vgl. Teil II, S. 120—149), die im Untersuchungsgebiet recht leicht aus einander gehalten werden können und auch verschiedene Standortsamplituden haben. Hieraus folgt, dass sie in autökologischen Arbeiten aus einander gehalten werden müssen, nicht aber in welche systematische Kategorie sie eingeordnet werden sollen. Während manche Forscher den Sippen Artenwert geben, begnügen sich andere mit der Aufstellung je einer Art (oder zweier Arten von *Ruppia*) und fassen die Sippen als Varietäten auf. Hierbei war es oft gebräuchlich eine Sippe als »Hauptart« aufzufassen, wobei sie nicht mit einem Varietätennamen belegt wurde. Oft wurde nur eine kollektiv aufgefasste Art angeführt (*Ruppia maritima* L., *Zannichellia palustris* L.). Solche »Kollektivart«- und »Hauptart«-Angaben sind schwer auseinanderzuhalten und in ökologischer Hinsicht schwer zu verwerten. Aus der Literatur geht hervor, dass die hier besprochenen Sippen der Gattungen *Ruppia* und *Zannichellia* nicht vikariierende geographische Rassen sind, vielmehr scheinen sie in weiten Gebieten neben einander vorzukommen. Sie können also nicht als Unterarten aufgefasst werden, falls diese Kategorie für geographische Rassen reserviert wird. Übrig bleibt dann sie entweder als Arten oder Varietäten aufzufassen. Ich habe *provisorisch* — in Erwartung der Ergebnisse einer näheren Untersuchung — die Artenkategorie gewählt, teilweise um klarer hervorzuheben, dass in ökologischer Hinsicht zwischen den Sippen ein Unterschied gemacht werden soll. Hiermit soll aber nichts darüber gesagt werden, ob die Sippen auch in anderen Gebieten ebenso klar auseinandergehalten werden können.

## Einfluss der Standortsfaktoren.

### Landpflanzen und Wasserpflanzen.

Die Durchführung einer Analyse der ökologischen Amplituden und ihres Zusammenspieles scheint bei den meisten Landpflanzen infolge der Mannigfaltigkeit der Probleme noch weit entfernt zu sein. Dagegen liegt die Frage in Bezug auf die Hydrophyten etwas besser, weil hier die Zahl der einwirkenden Faktoren geringer ist (LUTHER 1945, S. 15). Die Hydrophyten bieten uns deshalb ein recht dankbares Arbeitsfeld für die Klarlegung der Einflüsse der Standortsfaktoren auf die Ausbildung der Vegetation (vgl. FORBES 1887; P. PALMGREN 1928, S. 29; BRAARUD 1937, S. 87; THIENEMANN 1941, S. 4).

Von den auf die Landpflanzen einwirkenden Faktoren fällt z. B. ein so wichtiger Faktor wie die Wasserversorgung (sowohl Wasseraufnahme wie Verdunstung) bei den Hydrophyten völlig fort. Andere Faktoren haben an Bedeutung stark eingebüsst, so z. B. der Wärmefaktor — die Wassertemperatur spiegelt nur in stark gedämpfter Form den jähren Wechsel der Lufttemperatur wieder. Unterhalb des Eises sinkt die Temperatur überhaupt nicht unter 0°. Hierher gehört auch der Konkurrenzfaktor, da die höhere Wasservegetation selten völlig geschlossen ist und selten einen solchen Gleichgewichtszustand wie die Landvegetation erreicht. Die soziologische Affinität ist ja in der höheren Wasservegetation meistens recht gering. Andererseits sind einige Faktoren bei den Wasserpflanzen verwickelter als bei den Landpflanzen, z. B. der Lichtfaktor.

### Im Untersuchungsgebiet einwirkende Faktoren.

Da die vorliegende Untersuchung das Zusammenspiel der verschiedenen Standortsfaktoren beachten will (Verfahren 2 auf S. 60), soll hier erst festgestellt werden welche Faktoren im Gebiet wechseln und welche homogen einwirken (und also ausgeschaltet werden können), sowie auch in Bezug auf welche Faktoren das Material untersucht werden kann.

Umfasst eine Untersuchung dieser Art mehrere Seen, so ist die Zahl der wechselnden Faktoren meistens gross. Die Chemie des Wassers wechselt und besteht aus vielen Komponenten, deren Einwirkungen schwer kausal zu bewerten sind. Insbesondere sind aber die Einwanderungsfragen schwer zu überblicken. Sie werden meistens in Arbeiten mit ökologischer Zielsetzung übergangen. Obwohl es äusserst selten ausgesagt wird vertreten die Verfasser hierbei offenbar die Ansicht, dass alle untersuchten Gewässer Diasporen in gleicher Menge empfangen haben. So lange wir über die Fernverbreitung der Hydrophyten zwischen verschiedenen Gewässern so äusserst schlecht unterrichtet sind, wie es noch der Fall ist, liegt aber hier eine beträchtliche Fehlerquelle für das Ausnützen negativer Befunde vor (vgl. S. 140).

Mein Untersuchungsgebiet besteht aus einem zusammenhängenden Gewässer, wo die hydrochoren Verbreitungsmöglichkeiten recht gut festgestellt werden können. Die Einwanderungsfragen sind hier deshalb viel leichter zu überblicken.

Da im Gebiet nur die Hydrophyten — nicht also die Schilfgewächse — Gegenstand näherer Untersuchung waren scheiden hier unter den abiotischen Faktoren die klimatischen fast völlig aus. Wenn auch die Vegetationsorgane der Akropleustophyten und die Schwimmblätter der Nymphaeiden mit ihrer oberen Seite in der Luft gelegen sind — was auch von den Blüten oder Blütenständen vieler Arten gilt — so dürften in den auf diese Pflanzenorgane hier



einwirkenden klimatischen Faktoren keine derartigen Unterschiede zu verzeichnen sein, die eine artverteilende Einwirkung hätten. Dagegen ist der mechanische Anteil des Windfaktors indirekt von Bedeutung (Wellengang), was aber unter aquatischen Faktoren näher erörtert werden soll.

Die aquatischen Faktoren sind natürlich für die Hydrophyten von grösster Bedeutung. Unter physikalischen aquatischen Faktoren sind Licht, Wärme, Wassertiefe, Wasserstandsschwankungen, Wellengang, andere Wasserströmungen und Eiswirkungen zu nennen (vgl. LUMIALA 1945, S. 25). Alle diese Faktoren werden hier kurz oder eingehend besprochen. Unter den chemischen aquatischen Faktoren ist dem Salinitätsfaktorkomplex eine grosse Bedeutung beizumessen. Dagegen wechselt z. B. die Wasserstoffionenkonzentration nur in geringem Grade und kann deshalb meistens im Gebiet als Standortsfaktor ausgeschaltet werden. Über die Bedeutung des spezifischen Leitvermögens sowie der einzelnen Ionen (ausser Na und Cl) kann auf Grund vorliegender Angaben Näheres nicht gesagt werden.

Auch die edaphischen Faktoren (vgl. S. 106) sind in vielen Hinsichten von Bedeutung, sie sollen sowohl in physikalischer wie in chemischer Hinsicht Erwähnung finden.

Die säkulare Landhebung reiht sich als auf die Hydrophyten gegenwärtig einwirkender Faktor am ehesten den physikalischen aquatischen Faktoren an, da sie auf die Wassertiefe einwirkt, sie steht aber auch in innigem Zusammenhang mit den historischen Faktoren (vgl. PALMGREN 1912, S. 121; 1925, S. 79) und soll lieber als Ganzheit dort behandelt werden.

Die auf S. 61 erwähnten biotischen Faktoren sind alle von Bedeutung (Konkurrenz, Verbreitungsbiologie, Kulturfaktoren).

### **Aquatische Faktoren.**

#### *Das Licht.*

Der photische Faktorenkomplex kann in qualitative und quantitative Faktoren aufgeteilt werden, die jedoch recht innig mit einander verbunden sind. Die qualitativen Faktoren wurden in Wasserpflanzenuntersuchungen — teilweise wohl infolge methodologischer Schwierigkeiten — allzu oft vernachlässigt, wobei man sich einfach mit quantitativen Sichttiefenuntersuchungen begnügt hat (vgl. PEARSALL 1920, S. 166). Wie auf S. 39 erwähnt wird, zeigen die Untersuchungen HALMES, dass zwar die Transparenz des Wassers in den äusseren Teilen des Gebietes viel grösser als in den inneren ist, gleichzeitig aber der Anteil der für die Assimilation der grünen Pflanzen dienlichen Wellenlängen auswärts recht stark abnimmt, wodurch der Unterschied einigermassen ausgeglichen wird.

Um Beweise für die Richtigkeit dieses Schlusses zu erhalten müssen wir das Verhalten einer solchen ubiquisiten Art untersuchen, deren untere Tiefengrenze sowohl im äusseren wie im inneren Teil des Gebietes photisch bedingt ist. Eine solche Art ist *Potamogeton perfoliatus* (vgl. Teil II, S. 114):

Tiefengrenze von *Potamogeton perfoliatus*

Zone	.....	AS	AKa	AKi	ISe	KZ	KZ—PW	Mitte von PW	Innerster PW
Tiefe in m		5,9	5,6	5,5	5,0	4,1	5,3	3,3	2,6

Wir sehen, dass beim Einwärtsgehen erst in PW eine Verschiebung der photisch bedingten unteren Tiefengrenze stattfindet. Ähnlich verhält sich in dieser Hinsicht *Potamogeton pectinatus* und in Bezug auf den inneren PW z. B. *P. panormitanus*.

Der oben beschriebene photische Faktorenkomplex wirkt auch in von höherer Wasservegetation freiem Wasser ein und kann als primär photisch bezeichnet werden. Zu den photischen Faktoren gehört aber auch der von der höheren Wasservegetation hervorgerufene Beschattungsfaktor, der unter den Konkurrenzfaktoren behandelt werden soll und nach der hier befolgten Einteilung als »sekundär photisch« bezeichnet werden kann (vgl. VAARAMA 1938, S. 206).

Da also in Bezug auf die primären Lichtfaktoren nur in PW etwas abweichende Verhältnisse walten können diese Faktoren im Gebiet grossenteils ausgeschaltet werden.

Wie z. B. PEARSALL (1920, S. 168) und VAARAMA (1938, S. 206) hervorheben dürfte der Lichtfaktor nur in Bezug auf die untere Tiefengrenze der Arten einen begrenzenden Einfluss ausüben können — diese Grenze ist aber keineswegs immer hierdurch bedingt.

Die Wärme.

In Bezug auf den jährlichen Temperaturgang und insbesondere auf die Verhältnisse im Sommerhalbjahr wird auf die Angaben auf S. 26 und S. 34—36 hingewiesen. Aus diesen Angaben geht hervor, dass die Temperaturverhältnisse in offeneren Lagen im inneren Teil des Gebietes im Sommerhalbjahr etwas günstiger sind als in den äusseren. Diese Werte stimmen recht gut mit den Verhältnissen auf exponierten Standorten überein, spiegeln aber durchaus nicht die Verhältnisse in den sich stärker erwärmenden seichten Abschnitten in ruhiger Lage ab. Über den Temperaturgang im ruhigen Seichtwasser wurden nicht Dauerbeobachtungen angestellt. Da keine Beobachtungen im Gebiet darauf hindeuten, dass den Temperaturverhältnissen eine nennenswerte Bedeutung für die Verteilung der Arten zukäme sollen die Wärmeverhältnisse hier übergangen werden.





Tab. 7 (Fortsetzung).

Tiefe in m	0	1	2	3	4	5	6	7
<i>Chara canescens</i> .....								
<i>Nitellopsis obtusa</i> ...								
<i>Potamogeton filiformis</i> ...								
<i>Fissidens julianus</i> ...								
<i>Nuphar luteum</i> .....								
<i>Isoetes lacustris</i> .....								
<i>Sparganium simplex</i> .								
<i>Scirpus acicularis</i> ...								
<i>Littorella uniflora</i> ...								
<i>Sagitt. sagittifolia</i> ...								
<i>Zannich. pedunculata</i>								
<i>Fontinalis hypnoides</i> .								
<i>Potamogeton obtusifolius</i>								
<i>P. pusillus</i> .....								
<i>Ranunc. sp. (trich.?)</i>								
<i>R. confervoides</i> .....								
<i>Utricularia neglecta</i> ...								
<i>Potamogeton nitens</i> .								
<i>Butomus umbellatus</i> .								
<i>Myrioph. verticillat.</i> .								
<i>Utricularia vulgaris</i> ...								
<i>Calliergon megaloph.</i>								
<i>Utricularia minor</i> .....								
<i>Nitella Wahlbergiana</i>								
<i>Polygonum amphibium</i>								
<i>Nymphaea alba</i> .....								
<i>Sparganium minimum</i>								
<i>Potamogeton natans</i>								

Tab. 7 (Fortsetzung).

Tiefe in m	0	1	2	3	4	5	6	7
Elatine Hydropiper ...								
E. triandra .....								
Ranunculus reptans								
Isoetes echinospora ..								
Drepanocl. procerus...								
Ruppia brachypus ...								
Hydroch. Morsus-ranæ								
Hipp vulg (submers)								
Utricular intermedia								
Drep. trichophyllus ...								
Juncus bulbosus .....								
Ruppia rostellata ...								
Potamoget. gramineus .								
Lemna minor .....								
Subularia aquatica ...								
Drepanocl. tundræ ...								
Nitella Nordstedtiana								
Scorpid. scorpioides ...								
Scirpus parvulus .....								
Alisma Plant.-aquat. .								
Crassula aquatica ...								
Limosella aquatica ...								
Drepanocl. exann. ....								
Chara Braunii .....								
Callitr. polymorpha ...								
C. verna .....								
Potamogeton alpinus								
Amblysteg. riparium								

*Die Wassertiefe.*

In den Zusammenstellungen nach Tiefenstufen im speziellen Teil sind die Tiefenstufen ungleich gross. Die Stufe 0,0—0,1 m entspricht dem am öftesten trockengelegten Teil der Hydroamphibiontenstufe, 0,1—0,3 m wieder dem seltener trockengelegten Teil. Die Stufe 0,3—0,5 m wird äusserst selten im Sommerhalbjahr trockengelegt, gehört aber zur eiserodierten Stufe, so auch oft 0,5—0,7 m, welche Stufe nicht im Sommerhalbjahr trockenliegt. Die Stufe 0,7—1,0 m wird ab und zu, nicht aber immer, eiserodiert. In etwa 0,5—1,0 m Tiefe verläuft im äusseren Teilgebiet die obere Grenze von *Fucus vesiculosus*, im inneren Teilgebiet oft die obere Grenze der Röhrichte. Die Stufen 1,0—1,5 und 1,5—2,0 m umfassen im inneren Teilgebiet zwei in Bezug auf die Röhrichte wichtige Abschnitte. Unterhalb 2 m Tiefe, wo die Auffassung sich gänzlich auf den Hakenfang stützt, sind die je 1 m umfassenden Stufen durch die etwas geringere Genauigkeit der Untersuchung bedingt. Nur mit Rücksicht auf Tiefengrenzen und andere wichtigere Tatsachen wurden die Tiefenlagen hier näher ermittelt.

Es könnte angebracht sein eine Tabelle über die Frequenz der verschiedenen Tiefenstufen in den verschiedenen Schärenzonen zu geben. Hierbei wäre es aber schwer zwischen den in ökologischer Hinsicht verschiedenartigen steil und seicht abfallenden Böden zu unterscheiden. Da Böden in der für höhere Wasservegetation geeigneten Stufe, von ISb (sowie teilweise AKi und ISe) abgesehen, in allen Zonen in genügender Zahl vorkommen habe ich eine solche Tabelle nicht zusammengestellt. Wo topographische Umstände auf die Tiefenverteilung einwirken wird dieses im speziellen Teil erwähnt.

In Tab. 7 ist die totale Tiefenamplitude der höheren Wasserpflanzen im Gebiet dargestellt.

Die untere Tiefengrenze kann durch verschiedene Faktoren bedingt sein. Falls wir uns erst auf die maximale Tiefengrenze beschränken so sind im Gebiet die folgenden Kausalzusammenhänge zu verzeichnen (wo die Grenze durch Zusammenwirken mehrerer Faktoren bedingt zu sein scheint wird ein Zifferhinweis dem unter dem mutmasslichen Hauptfaktor erwähnten Art-namen beigelegt). Neben den Artnamen sind die maximalen Tiefen angeführt.

I. Die untere Tiefengrenze scheint primär *photisch* bedingt zu sein:

	m		m
Sparganium simplex.....	2,6	P. perfoliatus .....	5,9
Zostera marina .....	6,8	Ruppia spiralis .....	6,2; 7,35
Potamogeton filiformis .....	2,9	Zannichellia repens (II?) ...	4,0
P. pectinatus .....	5,5	Z. major .....	5,1
P. panormitanus .....	4,1	Najas marina .....	5,1
P. praelongus .....	3,3	Sagittaria sagittifolia .....	2,5



	m		m
<i>Scirpus acicularis</i> .....	2,6	<i>Isoëtes lacustris</i> .....	2,6
<i>Nuphar luteum</i> .....	2,7	<i>Fontinalis antipyretica</i> (IV) ..	4,0
<i>Ceratophyllum demersum</i> (IV)	6,0(—8,0)	<i>Drepanocladus aduncus</i> (IV)	5,2(—5,3)
<i>Ranunculus circinatus</i> .....	4,1	<i>D. capillifolius</i> (IV) .....	3,5
<i>R. confervoides</i> .....	2,25?	<i>Nitella flexilis</i> .....	3,8
<i>R. sp. (trichophyllus?)</i> .....	2,25?	<i>Tolypella nidifica</i> .....	6,25
<i>R. obtusiflorus</i> .....	3,0	<i>Nitellopsis obtusa</i> (IV?) .....	3,0
<i>Callitriche autumnalis</i> .....	4,0	<i>Chara tomentosa</i> .....	4,3
<i>Elatine Hydropiper</i> .....	1,8?	<i>Ch. aspera</i> (II?) .....	4,3
<i>E. triandra</i> .....	1,5?	<i>Ch. fragilis</i> .....	7,3
<i>Myriophyllum spicatum</i> .....	6,0		
<i>M. alterniflorum</i> .....	3,1		
<i>Littorella uniflora</i> .....	2,5		

Die untere Tiefengrenze der obigen 35 Arten verläuft stets in beträchtlicher Tiefe — im inneren Teil ausnahmslos ausserhalb der Röhrichte — und auf einem Boden frei von geschlossener Vegetation. Stets waren auch anschliessende, tiefer gelegene aber sonst anscheinend passende Abschnitte vorhanden, an welchen nach der Art vergebens gesucht wurde. Alle 35 Arten können völlig submers auftreten, 4 von ihnen bilden daneben — wenigstens ab und zu — Schwimmblätter aus. In Bezug auf die 4 unsicheren Arten (*Ranunculus*, *Elatine*) ist das Material jedoch zu knapp um auszusagen ob die Arten hier wirklich ihre photische Grenze erreicht haben. Die hier wiedergegebenen Tiefengrenzen dürfen nicht alle ohne weiteres miteinander verglichen werden, da einige von ihnen aus dem äusseren Teil des Gebietes stammen, die meisten dagegen aus PW. Gruppe I enthält die meisten im Gebiet überhaupt in grössere Tiefen herabsteigende Arten. VAARAMA (1938, S. 205) ist der Ansicht, dass in den allermeisten Fällen andere Ursachen als die photischen Ansprüche als Verursacher der Tiefenerstreckung der Wasservegetation heranzuziehen sind. Das obige Verzeichnis zeigt, dass in meinem Gebiet 42 % der *Hydrophyten* eine photisch bedingte maximale Tiefengrenze zu haben scheinen.

Die photisch bedingten unteren Tiefengrenzen sind im Gebiet recht hoch gelegen, was mit dem verhältnismässig trüben Wasser in Zusammenhang steht. Die Verhältnisse im äusseren Teil des Gebietes entsprechen in photischer Hinsicht annähernd denen der dänischen Fjorde, wo z. B. *Zostera marina* bei 4—5,5 m Halt macht während sie in den dänischen Sunden bis 11 m hinabdringt (vgl. OSTENFELD 1908, S. 19). Die Verhältnisse in PW entsprechen wieder etwa denen in eutropheren Seen ohne stärkere Vegetationsfärbung des Wassers.

Besonders erwähnenswert ist die hohe Lage der unteren Tiefengrenze der Isoëtiden dieser Gruppe (*Isoëtes lacustris*, *Littorella uniflora*). Von den

physiognomischen Grundformen<sup>1</sup> der höheren Wasserpflanzen dringen im Gebiet die Elodeiden (einschliesslich der Characeen) am tiefsten hinab, wogegen die in Bezug auf ihr Hinabsteigen fast ebenbürtigen Isoëtiden und Nymphaeiden hinter ihnen recht weit zurückbleiben. Dieses Ergebnis entspricht nicht der geläufigen Auffassung, dass die Grundblattkrautschicht am tiefsten vordringt (z. B. VAARAMA 1938, Abb. 14 u. S. 74: »Das minimale Lichtbedürfnis der Grundblattkrautschicht repräsentiert zugleich auch die äusserste Grenze des Gedeihens der Grossvegetation in den Binnengewässern überhaupt«). Diese Auffassung entspricht den Verhältnissen in oligotrophen Klarwasserseen (vgl. Teil II, S. 282), sie darf aber nicht zu weit verallgemeinert werden. Bei zunehmender Wassertrübung und Eutrophierung wird die untere Tiefengrenze der völlig an die Bodennähe gebundenen Isoëtiden viel rascher aufwärts verschoben als die Grenze der Elodeiden, deren höher aufragende Sprosse ja in photisch günstigeren Schichten leben. In eutrophen Seen mit üppiger Vegetation fehlen die Isoëtiden meistens (vgl. SAMUELSSON 1934, S. 171), was durch die Konkurrenz seitens höher aufragender Wasserpflanzen sekundär photisch bedingt ist (IVERSEN 1929, S. 297). Die Verhältnisse im Gebiet stellen ein Zwischenglied in dieser Serie dar. Die Grenzen der Isoëtiden und Elodeiden haben sich schon überschritten, biotische Umstände verhindern aber noch nicht das Auftreten der Isoëtiden.

In ähnlicher Weise ist die Tiefengrenze der Wassermoose aufwärts verschoben.

II. Am ehesten durch *Konkurrenzverhältnisse* bedingte untere Tiefengrenze:

	m		m
<i>Ruppia rostellata</i> .....	0,7	<i>Calliergon megalophyllum</i> (I?) ...	2,0
<i>R. brachypus</i> (III) .....	1,0	<i>Drepanocladus tundrae</i> (I?) .....	0,7
<i>Scirpus parvulus</i> .....	0,5	<i>D. trichophyllus</i> .....	1,0
<i>Ranunculus reptans</i> (I) .....	1,2		
<i>Subularia aquatica</i> .....	0,7	<i>Nitella Wahlbergiana</i> (I?) .....	2,0
<i>Crassula aquatica</i> .....	0,5	<i>N. Nordstedtiana</i> .....	0,7
<i>Callitriche verna</i> .....	0,4	<i>Chara Braunii</i> .....	0,5
<i>C. polymorpha</i> .....	0,45	<i>Ch. canescens</i> (?) (I? III?) .....	3,0
<i>Limosella aquatica</i> .....	0,5	<i>Ch. baltica</i> (?) (I?) .....	5,0
<i>Isoetes echinospora</i> .....	1,1		

<sup>1</sup> LINKOLA (1933, S. 4) spricht in seiner Einteilung in Wasserblattkräuter, Schwimmblattgewächse, Grundblattkräuter u. s. w. von Lebensformen. Da diese Bezeichnung hier für eine andersartige Einteilung gebraucht wird (s. S. 62 u. LUTHER 1949) werden die Lebensformen LINKOLAS nach der Terminologie von u. a. DU RIETZ (1931, S. 44) Grundformen genannt.

Mit Ausnahme der beiden letzterwähnten *Chara*-Arten sind die Arten dieser Gruppe grösstenteils auf die Erosivstufe begrenzt (vgl. VAARAMA 1938, S. 205), u. a. gehören die meisten Zwergamphiphyten hierher. Das oft recht schroffe Aufhören dieser Arten, dort wo die üppigere Vegetation des inerosiven Bodens anfängt, zeugt von ihrer geringen Konkurrenzfähigkeit. In einigen Fällen ist es aber möglich, dass in der Natur schwer nachzuweisende hohe photische Ansprüche die Tiefengrenze wenigstens teilweise bedingen. Die Grenze von *Chara canescens* und *Ch. baltica* scheint am ehesten durch Konkurrenz benthopleustonischer Algen bedingt zu sein.

III. Untere Tiefengrenze durch den *Expositionsfaktor* bedingt (Wasserbewegung scheuende Arten):

	m		m
Potamogeton obtusifolius (VI) ...	2,3	Utricularia vulgaris (IV) .....	2,0
P. natans .....	1,75	U. intermedia (II) .....	1,0
Hydrocharis Morsus-ranae .....	1,0	U. minor .....	2,0
Lemna minor .....	0,7		
Nymphaea alba (V) .....	1,95	Fontinalis hypnoides .....	2,5
Myriophyllum verticillatum (IV) ...	2,0		

Die untere Tiefengrenze dieser Süsswasserarten ist im Gebiet fast gänzlich von der Ausbildung schützender Röhrichte bedingt. Nur in völlig ruhigen Lagen vermögen einige von ihnen ausserhalb der Röhrichte vorzukommen. 6 der 10 Arten sind Pleustophyten. Bei *Hydrocharis* und *Lemna minor* fällt der photische Komponent des Tiefenfaktors natürlich völlig fort.

IV. Untere Tiefengrenze *topographisch* bedingt:

	m		m
Elodea canadensis .....	3,0	Utricularia neglecta (III) .....	2,2
Lemna trisulca .....	4,0		

Diese 3 Arten können zwar im Gebiet ausserhalb der Röhrichte vorkommen, sie sind aber dann an das Vorhandensein ebener Böden gebunden. Wo der Boden in grössere Tiefen abfällt werden die pleustophytischen Arten (*Elodea* lebt im Gebiet in dieser Stufe fast gänzlich pleustophytisch) in für ihr Gedeihen allzu grosse Tiefe hinabgeschwemmt. Die untere Tiefengrenze dieser Arten ist also durch Zusammenwirken topographischer Umstände mit dem Expositionsfaktor bedingt. Dieser Gruppe reißen sich auch gewissermassen die zur Gruppe I geführten Pleustophyten an (*Ceratophyllum*, Wassermoose).

V. Untere Tiefengrenze durch *Unfähigkeit zu einem submersen Leben* bedingt:

	m		m
Alisma Plantago-aquatica .....	0,5	Polygonum amphibium (VI) .....	1,95



Für die hierher gestellten Arten scheint die Ausbildung von Schwimmblättern oder Luftblättern eine Grundvoraussetzung für ihr Gedeihen zu sein. Die grösste Wuchstiefe ist demgemäss durch die grösste Tiefe bedingt, aus der die Pflanze die Oberfläche erreichende Sprosse ausbilden kann (vgl. LUMIALA 1945, S. 27). Bei *Alisma* wurden nur Keimlinge als gänzlich submers angetroffen und *Polygonum amphibium* dürfte überhaupt nicht submerse Assimilationsorgane ausbilden. Es ist deshalb irreführend die untere Tiefengrenze der letzteren Art als photisch anzugeben wie es VAARAMA (1938, S. 205) getan hat. Die untere Tiefengrenze im Gebiet entspricht aber keineswegs einer extremen Tiefengrenze der Art — z. B. OZOLINA (1931, S. 28) fand sie noch in 2,7 m Tiefe, VAARAMA (1938, S. 147) in 2,5 m Tiefe. Im Gebiet wäre *P. amphibium* vielleicht eher der Gruppe VI zuzurechnen. Da ich aber besonders betonen will, dass eine primär photisch bedingte untere Tiefengrenze bei der Art nicht besteht habe ich sie hier erwähnt. Inwiefern die Tiefenerstreckung anderer Nymphaeiden durch diesen Faktor beeinflusst wird ist im Gebiet schwer zu entscheiden. Zu dieser Gruppe dürfte auch *Phragmites* gehören.

VI. Untere Tiefengrenze am ehesten durch *schwierig zustande kommende Besiedlung* bedingt:

	m
<i>Butomus umbellatus</i> (?) .....	2,1

Diese Gruppe umfasst Pflanzen, denen es schwer zu sein scheint tiefer gelegene Böden zu besiedeln, in Bezug auf *Butomus* (und *Polygonum amphibium*) wohl hauptsächlich weil die Diasporen schwimmen und eine Rhizomwanderung meistens nicht in Frage kommt.

VII. Kausal *unklare* untere Tiefengrenzen:

	m		m
<i>Sparganium minimum</i> .....	1,9	<i>Fissidens Julianus</i> .....	2,9
<i>Potamogeton pusillus</i> .....	2,25	<i>Rhynchosstegium riparioides</i> .....	5,0
<i>P. alpinus</i> .....	0,4	<i>Scorpidium scorpioides</i> .....	0,5
<i>P. gramineus</i> .....	0,7	<i>Drepanocladus procerus</i> .....	1,1
<i>P. nitens</i> .....	2,1	<i>D. exannulatus</i> .....	0,5
<i>Zannichellia pedunculata</i> (III?) ...	2,5	<i>Amblystegium riparium</i> .....	0,3
<i>Juncus bulbosus</i> .....	1,0		
<i>Hippuris vulgaris</i> .....	1,0		

In Bezug auf diese Arten ist das Material meistens zu knapp um Schlüsse zu erlauben.

VIII. Edaphisch bedingte Tiefengrenzen werden u. a. von PEARSALL (1924, S. 274) und VAARAMA (1938, S. 205) erwähnt. Es mag deshalb hier hervorgehoben werden, dass im Untersuchungsgebiet bei keiner Art eine primär edaphisch bedingte maximale untere Tiefengrenze angetroffen wurde.

Die Tiefenerstreckung ist recht selten gleichartig durch das ganze Verbreitungsgebiet einer Art. Solche Arten sind *Ranunculus circinatus*, *Callitriche autumnalis*, *Fontinalis antipyretica*. Die einwärts zunehmende Trübung des Wassers verursacht wie erwähnt einen Anstieg der unteren Tiefengrenzen in PW (vgl. S. 66). In den verschiedenen Zonen spielen auch topographische Umstände, Konkurrenzverhältnisse und andere Umstände für die lokalen Tiefengrenzen eine grosse Rolle, wie im speziellen Teil erwähnt wird. Über primär oder sekundär durch den Salinitätsfaktor bedingte Emergenz und Submergenz wird auf S. 99 hingewiesen.

Die obere Tiefengrenze der hydrobiontischen Vorkommnisse der hier behandelten Arten liegt im Gebiet, von 4 Ausnahmen abgesehen, stets in der Hydroamphibiontenstufe. Tiefer gelegen sind die oberen Grenzen von *Zostera marina* (salinitätsbedingt?, vgl. S. 100), *Nitellopsis obtusa* (konkurrenzbedingt) sowie *Fissidens Julianus* und *Rhynchostegium riparioides* (zu wenige F um ein Urteil zu erlauben). Die übrigen oberen Tiefengrenzen dürften fast alle durch das wechselnde Vermögen der Arten sich den Wasserstandsschwankungen anzupassen bedingt sein.

### *Die Wasserstandsschwankungen.*

Die Wasserstandsschwankungen üben auf zweierlei Weise einen Einfluss auf die Wasservegetation aus. Erstens wird die bei sinkendem Wasserstande gelegentlich blossgelegte Vegetation hierdurch stark beeinflusst — dieses ist der Haupteinfluss des Faktors. Zweitens rufen die Wasserstandsschwankungen auch horizontale Wasserströmungen hervor; ihre Einwirkung wird unter den »anderen Wasserströmungen« besprochen.

Für die Stufe der Lebewelt der Wasserorganismen, auf die Wasserstandsschwankungen einen Einfluss ausüben hat DU RIETZ wie erwähnt (S. 45) den Namen *Hydroamphibiontenstufe* eingeführt. Die obere Grenze der Stufe liegt nach ihm (z. B. DU RIETZ 1940, S. 107) dort, wo eine submersionsresistente Landorganismengemeinschaft in eine blosslegungsresistente Wasserorganismengemeinschaft übergeht. Die untere Grenze verläuft bei der Trockenlegungsgrenze extremer Niedrigwasserstände, also bei der oberen Grenze der niemals trockengelegten Lebewelt.

Die Wasserstandsschwankungen sind in der Ostsee anderer Art als in den Weltmeeren einerseits und in Süsswasserseen geringer Ausdehnung andererseits. Die Gezeiten der Weltmeere sind in der inneren Ostsee völlig bedeutungslos und der meistens grosszügige Wasserstandsrhythmus der Süsswasserseen ist durch einen recht unregelmässigen Rhythmus vorzugsweise kleinerer Schwankungen ersetzt (vgl. S. 37). Bei dem Zustandekommen dieser Schwankungen spielen die Windverhältnisse eine grosse Rolle. *Die Wasserstands-*

verhältnisse der inneren Ostsee begünstigen stärker als die der Süßwasserseen die Ausbildung einer amphiphytischen Vegetation. In der Ostsee ist der Wasserstand recht stabil sowohl während eines Sommerhalbjahres wie in Bezug auf verschiedene Jahre. Dazu verhindern die oft eintretenden Wasserstandsschwankungen eine Kolonisation der Hydroamphibiontenstufe mit euhydrobiontischen Arten.

Wir können uns hier auf die Schwankungen des Sommerhalbjahres beschränken, da die Schwankungen des Winterhalbjahres eng mit dem Eisfaktor verknüpft sind. Der niedrigste Wasserstand des Sommerhalbjahres wechselte in den Untersuchungsjahren zwischen —21 und —56 cm (vgl. S. 38). Hierbei ist jedoch zu bemerken, dass diese Extremwerte meistens in den Mai und den Okt. fallen und deshalb ökologisch weniger bedeutungsvoll sind als die Extreme des Hochsommers, während welcher ja die Gefahr einer Austrocknung infolge der höheren Verdunstung viel grösser ist und die Pflanzen selbst in einem empfindlicheren Stadium stehen. Als Regel können wir deshalb im Gebiet die Tiefenstufe 0—30 cm als Hydroamphibiontenstufe auffassen.

In Bezug auf ihre oberen Tiefengrenzen können die höheren Wasserpflanzen des Gebietes in die folgenden 4 Gruppen eingeteilt werden (die Wassermoose werden hier in der Regel nicht berücksichtigt, da ihre obere Grenze in der Amphibiontenstufe nicht ermittelt wurde):

I. Arten, die gänzlich auf die Euhydrobiontenstufe beschränkt sind: 4 Arten, die bereits auf S. 76 besprochen wurden (*Zostera marina*, *Nitellopsis obtusa*, *Fissidens Julianus*, *Rhynchostegium riparioides*).

II. Arten, die im Gebiet keine für Luftleben angepassten Vegetationsorgane ausbilden und infolgedessen meistens in der Hydroamphibiontenstufe nur  $\pm$  zufällig vorkommen:

Potamogeton pectinatus	R. spiralis	Myriophyllum spicatum
P. panormitanus	Zannichellia repens	Utricularia vulgaris
P. obtusifolius	Z. pedunculata	U. neglecta
P. pusillus	Z. major	Littorella uniflora
P. alpinus	Najas marina	
P. natans	Elodea canadensis	Isoetes lacustris
P. gramineus	Lemna trisulca	
P. praelongus	Ceratophyllum demersum	die Characeen
Ruppia rostellata	Ranunculus sp. (trichoph.?)	
R. brachypus	Callitriche autumnalis	

Die Gruppe ist in dieser Hinsicht keineswegs einheitlich. Sie umfasst teils Arten die überhaupt nicht Trockenlegung vertragen (z. B. *Ruppia spiralis*, *Najas marina*, *Lemna trisulca*, *Ceratophyllum demersum*, *Callitriche autumnalis*, die meisten Characeen), daneben auch solche, die mit einer fast millimeterdünnen Wasserschicht für einige Zeit vorlieb nehmen (*Elodea*, *Utricularia*).



*ria vulgaris*, *U. neglecta*) und solche die infolge ihres schlaffen und zarten Baues bei sinkendem Wasserstande in Schlamm oder *Scirpus acicularis*-Matten eingebettet werden und so kürzere Niedrigwasserperioden überleben können (*Ruppia rostellata*, *R. brachypus*, *Zannichellia repens*, *Nitella Nordstedtiana*, in PW auch *Potamogeton pectinatus* und *P. panormitanus*). Die letzterwähnten treten schon etwas regelmässiger im unteren Teil der Hydroamphibiontenstufe auf. Einige der hierher geführten Arten bilden in anderen Gebieten luftblättrige Modifikationen aus (z. B. *Potamogeton natans*, *P. gramineus*, *Littorella*, *Isoëtes lacustris*), diese Arten sind aber frostempfindlich (z. B. LOHAMMAR 1938, S. 223), was wohl ihre obere Tiefengrenze im Gebiet bedingen dürfte. Die mit im Boden eingebetteten Rhizomen versehenen Arten der Gruppe II sind weniger empfindlich als die übrigen, da ihre Rhizome auch beim Absterben der Wassersprosse am Leben bleiben können um neue Sprosse nach dem Ansteigen des Wassers auszutreiben.

III. Arten, die gelegentlich luftblättrig leben können, aber als Regel in der Hydroamphibiontenstufe ihre obere Grenze erreichen:

<i>Potamogeton filiformis</i>	( <i>Lemna minor</i> )	<i>R. obtusiflorus</i>
<i>P. nitens</i>	<i>Nymphaea alba</i>	<i>Myriophyllum verticillatum</i>
( <i>P. perfoliatus</i> )	<i>Nuphar luteum</i>	<i>M. alterniflorum</i>
( <i>Hydrocharis Morsus-ranae</i> )	<i>Ranunculus circinatus</i>	
<i>Scirpus parvulus</i>	<i>R. confervoides</i>	<i>Isoëtes echinospora</i>

Auch hier sind Abstufungen vorhanden. Die 3 eingeklammerten Arten zeigen die geringste Anpassungsfähigkeit. Den *Potamogeton*-, *Ranunculus*- und *Myriophyllum*-Arten ist gemeinsam, dass die Wasserblätter absterben und neue Luftblätter ausgebildet werden.

IV. Arten, die auch geobiontisch leben können:

<i>Sparganium minimum</i>	<i>Polygonum amphibium</i>	<i>E. triandra</i>
<i>S. simplex</i>	<i>Ranunculus reptans</i>	<i>Hippuris vulgaris</i>
<i>Alisma Plantago-aquatica</i>	<i>Subularia aquatica</i>	<i>Limosella aquatica</i>
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	<i>Crassula aquatica</i>	<i>Utricularia intermedia</i>
<i>Butomus umbellatus</i>	<i>Callitriche verna</i>	<i>U. minor</i>
<i>Scirpus acicularis</i>	<i>C. polymorpha</i>	
<i>Juncus bulbosus</i>	<i>Elatine Hydropiper</i>	

Neben Arten mit stark verschiedenen Luft- und Wasserblättern (*Sparganium*, *Alisma*, *Sagittaria*, *Butomus*, *Juncus*, *Polygonum*, *Hippuris*) finden wir andere, deren Vegetationsorgane recht unabhängig vom Aussenmedium sind: die kurzsprossigen Zwergamphyten.

*Expositionsfaktoren.*

Während die Einwirkung der bisher besprochenen physikalischen aquatischen Faktoren sich durch numerische Messungen verhältnismässig leicht ausdrücken lässt ist dieses in Bezug auf die übrigen Faktoren — mit Ausnahme des Wärmekomponenten des Eisfaktors — nicht möglich. Diese noch nicht besprochenen Faktoren werden oft als Expositionsfaktoren zusammengefasst (siehe z. B. LUMIALA 1945, S. 27). Messgeräte für eine Bestimmung der Einwirkung dieser aquatischen Expositionsfaktoren fanden bisher kaum in pflanzenökologischen Arbeiten Verwendung. Eine nähere Erörterung der Einwirkungen dieser Faktoren kann hier nicht stattfinden. Die drei hierher geführten Faktoren (Wellengang, andere Wasserströmungen, Eiswirkungen) lassen sich in ihrer Einwirkung nicht streng auseinanderhalten. So wird die Wellengangeinwirkung bei zunehmender Tiefe der Einwirkung andersartiger Wasserströmungen offenbar sehr ähnlich. Im Seichtwasser ist es oft sehr schwer die Einwirkung des Wellenganges von der der Eiserosion zu unterscheiden. Es soll hier jedoch versucht werden die hauptsächlichsten Einwirkungen dieser drei Faktoren gesondert zu behandeln.

*Der Wellengang.*

Von den vom Wellengang hervorgerufenen Erscheinungen wird die aquatisch-mechanische Einwirkung hier besprochen, die Einwirkung auf die Bodenart dagegen unter den edaphischen Faktoren.

Die Intensität des Wellenganges wechselt stark in den verschiedenen Schärenzonen, wie schon in der allgemeinen Schilderung der Zonen (S. 16—17) erwähnt wurde. Einwärts nimmt der in MZ eine Rhizophytenvegetation fast völlig ausschliessende Wellengang mit der Verengung der Wasserflächen stark ab um wieder in PW an den wenigen röhrichtfreien Uferabschnitten an Bedeutung etwas zu gewinnen.

Die Tiefe bis zu der sich die Einwirkung des Wellenganges erstreckt ist natürlich von der Intensität des Wellenganges abhängig. Die von dem Wellengang — einschliesslich der Dünung — betroffene Schicht scheint sich im äussersten Meeressaume wenigstens bis zur Sichttiefe zu erstrecken (5—6 m), umfasst aber in  $\pm$  geschützten Lagen weiter einwärts nur eine unbedeutende Oberflächenschicht (etwa 0,0—0,3 m). Exakte Beobachtungen liegen über diese Frage nicht vor, weshalb es nicht möglich ist hier anzugeben bis in welche Tiefe sich der Wellengangfaktor in  $\pm$  typischer Gestalt jeweils geltend macht. Diese Tiefe ist auch in bedeutendem Masse durch die Ufertopographie bedingt. So können z. B. an stark exponierten Ufern mit sehr seicht abfallenden Böden sogar ziemlich weite Seichtwasserabschnitte ohne nennenswerten

Wellengang innerhalb vorgelagerter wellenbrechender Abschnitte vorkommen (z. B. in AKi).

Der Wellengang wirkt also in mechanischer Hinsicht hauptsächlich auf die Vegetation einer ufernahen Stufe von je nach der Exposition und Neigung des Standortes wechselnder Tiefe ein. Es sind aber auch die bis zur Oberfläche oder in ihre Nähe hinaufragenden Nymphaeiden und Elodeiden des tieferen Wassers im Einflussbereich des Wellenschlages gelegen.

ULVINEN (1937, S. 87) hat die Wasser- (und Ufer-)Pflanzen nach ihrem Verhalten zum Wellenschlag in drei Gruppen eingeteilt: Wellengang bevorzugende, vertragende und meidende Arten. Diese Einteilung soll hier der Hauptsache nach befolgt werden. Zwischen die Wellenschlag vertragenden und meidenden Arten stelle ich aber eine vierte Gruppe, die einen schwachen Wellenschlag vertragenden Arten, da sonst der Sprung zwischen diesen beiden Gruppen zu gross wäre.

#### I. Wellenschlag »bevorzugende« Arten:

<i>Potamogeton nitens</i>	<i>Ranunculus obtusiflorus</i>
<i>Zannichellia major</i>	<i>Myriophyllum alterniflorum</i>

Alle 4 Arten sind stark bewurzelt und offenbar sehr dehnungsfest. *Zannichellia* befestigt sich besonders stark mit ihren korkenzieherartigen Wurzeln. In dem Vermögen Wellenschlag zu vertragen dürfte zwischen dieser Gruppe und vielen Arten der folgenden Gruppe kein grösserer Unterschied bestehen. Für die obigen 4 Arten scheinen jedoch die Expositionsverhältnisse im Gebiet eine primäre Rolle zu spielen, sie meiden Standorte ohne Wasserzirkulation mehr oder weniger deutlich. Die Arten der Gruppe II können dagegen auch in wellengeschützten Lagen gut gedeihen.

#### II. Mässigen bis relativ starken Wellengang vertragende Arten:

<i>Potamogeton filiformis</i> (I)	<i>Butomus umbellatus</i>	<i>Littorella uniflora</i>
<i>P. pectinatus</i> (I)	<i>Scirpus acicularis</i>	
<i>P. gramineus</i>	<i>Polygonum amphibium</i>	<i>Isoëtes lacustris</i>
<i>P. perfoliatus</i>	<i>Nuphar luteum</i>	<i>I. echinospora</i>
<i>Ruppia brachypus</i>	<i>Ranunculus confervoides</i>	
<i>R. spiralis</i>	<i>R. reptans</i>	<i>Chara baltica</i>
<i>Zannichellia repens</i>	<i>Myrioph. spicatum</i> (III)	<i>Ch. aspera</i> (I)

Das Vermögen dieser Arten sich auf wellenexponierten Standorten zu behaupten tritt in einigen Fällen recht selten zutage, woran das verhältnismässig seltene Auftreten von Standorten, die gleichzeitig wellenexponiert sind und die übrigen Standortsforderungen der Art erfüllen schuld ist. Dieses trifft z. B. für den von ULVINEN (1937, S. 91) zu den in Bezug auf Wellengang empfindlichsten Arten geführten *Ranunculus confervoides* zu. Bei *Myriophyllum spicatum* dürften wieder die Überwinterungsverhältnisse daran



Schuld sein, dass es der Art verhältnismässig selten gelingt sich an wellenexponierten Standorten zu behaupten. Die mit (I) bezeichneten Arten zeigen an ihrer Innengrenze ein  $\pm$  deutliches Bevorzugen wellenexponierter Standorte.

### III. Schwachen Wellengang vertragende Arten:

Sparganium simplex	Juncus bulbosus	Fontinalis antipyretica
Potamog. praelongus (II)	Nymphaea alba	(haptophytisch)
Zannichellia pedunculata	Callitriche autumnalis	
Alisma Plant.-aquat. (IV)	Elatine triandra (IV)	Nitella Wahlbergiana (IV)
Sagittaria sagittifolia (IV)	Hippuris vulgaris	Tolypella nidifica
Scirpus parvulus	Limosella aquatica	Chara Braunii

Eine scharfe Grenze zwischen den Arten dieser Gruppe und denen der Gruppen II bzw. IV besteht nicht. Die Arten der Gruppe III vertragen einen  $\pm$  regelmässigen aber schwachen Wellenschlag. *Potamogeton praelongus* steht der Gruppe II nahe, da aber nach stärkerem Wellengang in PW fast stets losgerissene Sprosse in der Drift vorkommen, viel seltener solche von *P. perfoliatus*, scheint *P. praelongus* in dieser Hinsicht etwas empfindlicher zu sein. *Alisma* und *Sagittaria* sind als emers wellenscheu, als schwimtblättrig vertragen sie aber schwachen Wellenschlag. *Nitella Wahlbergiana* wird aus biotischen Gründen oft von den ihr besser zusagenden vollgeschützten Böden vertrieben und kommt an schwächer wellenexponierten Standorten in äusserst kümmerlicher Gestalt vor. Dasselbe gilt für *Chara Braunii*, die im Gebiet überhaupt nicht auf vollgeschützten Standorten angetroffen wurde.

IV. Nur auf  $\pm$  völlig vor Wellenschlag geschützten Standorten auftretende Arten:

Sparganium minimum	L. minor	U. minor
Potamogeton panormitanus (III)	Ceratophyllum demersum	
P. obtusifolius	Ranunculus circinatus	Die pleustophytischen
P. pusillus	Subularia aquatica (III)	Wassermoose
P. alpinus	Crassula aquatica	
P. natans	Callitriche verna	Nitella flexilis
Ruppia rostellata	C. polymorpha	N. Nordstedtiana
Najas marina	Elatine Hydropiper (III)	Nitelopsis obtusa
Elodea canadensis	Myriophyllum verticillatum	Chara canescens (III)
Hydrocharis Morsus-ranae	Utricularia vulgaris	Ch. tomentosa
Lemna trisulca	U. neglecta	Ch. fragilis (II)
	U. intermedia	

Hierher gehören alle Pleustophyten und die meisten zart, schlaff oder brüchig gebauten Rhizophyten. Die allermeisten von ihnen sind Süsswasserarten und in ihrer Verbreitung in der Stufe des Wellenganges auf die Seichtwasserabschnitte  $\pm$  ausgedehnter, den Wellengang dämpfender Röhrichte

beschränkt. Biotische Umstände wirken also hier primär ein, der fehlende Wellengang ist eine sekundäre Folgeerscheinung. Da in PW und KZ die allermeisten Uferabschnitte von Röhrichten umsäumt sind walten dort für diese Arten in Bezug auf dem Wellengangsfaktor recht günstige Verhältnisse. Im äusseren Teil des Gebietes besteht an den Seichtwasserstandorten kein derartiger biotisch bedingter Schutz, weshalb z. B. *Ruppia rostellata*, *Najas marina* und *Chara tomentosa* dort in der Stufe des Wellenganges auf die recht spärlich vorhandenen primär wellengangsfreien Standorte angewiesen sind.

*Zostera marina* wächst im Gebiet fast gänzlich unterhalb der Stufe des typischen Wellenganges und kann deshalb nicht in die obigen Gruppen eingeordnet werden. Dasselbe gilt für den haptophytischen *Fissidens Julianus* und der Hauptsache nach für *Ranunculus* sp. (*trichophyllus*?).

#### Andere Wasserströmungen.

Unter den übrigen Wasserströmungen sind vorwiegend die durch die Wasserstandsschwankungen (vgl. S. 39) und den Süsswasserzufluss zum innersten PW (vgl. S. 25) bedingten horizontalen Strömungen (und Gegenströmungen) als Standortsfaktoren von Bedeutung. Diese Strömungen sind in ihrer physikalischen Wirkungsweise recht einheitlicher Art. In der vom Wellengang beeinflussten Stufe lassen sich ihre Einwirkungen nicht von dem bedeutend stärkeren Einfluss des Wellenganges auseinanderhalten. Die folgenden Angaben beziehen sich deshalb hauptsächlich auf das Verhalten der Arten in der Stufe unterhalb der eigentlichen Welleneinwirkung, die auf das Seichtwasser beschränkten Arten fallen daher grösstenteils aus der Betrachtung aus. Im äusseren Teilgebiet wird die obere Grenze der  $\pm$  wellengangsfreien Stufe an der oberen Grenze der benthopleustonischen Algenmatten gezogen, im inneren Teilgebiet aus praktischen Gründen am Aussenrande der Röhrichte.

Für die Lebensmöglichkeiten der Pleustophyten sind die Stromverhältnisse selbstverständlich von ausschlaggebender Bedeutung. Da sie nicht im Boden befestigt sind — höchstens lose verankert — können sie sich nicht auf stärkeren Wasserströmungen ausgesetzten Standorten behaupten, dagegen werden sie leicht im Stromschatten angehäuft.

I. Im äusseren Teil des Gebietes ist dieses in Bezug auf die benthopleustonischen *Fucus vesiculosus*-Matten deutlich sichtbar. Sie sammeln sich besonders in kesselartigen Vertiefungen und blindsackartigen Wieken an, aber auch in grösserer Tiefe an schwächer stromexponierten Standorten. Die fortwährend neurekrutierten und im unteren Teil faulenden *Fucus*-Matten passen als Substrat nur wenigen höheren Wasserpflanzen, nämlich *Potamogeton perfoliatus*, *Ranunculus circinatus*, *Callitriche autumnalis*, *Myriophyllum spicatum*, *Chara fragilis*. Auch die meisten dieser Arten meiden dickere, faulende

*Fucus*-Matten. Die übrigen im äusseren Teil des Gebietes vorkommenden Arten kommen nur gelegentlich und vereinzelt in den *Fucus*-Matten vor. Sie sind also gewissermassen sekundär durch Wasserströmungen etwas begünstigt, weil diese die in der Konkurrenz stärkeren benthopleustonischen *Fucus*-Matten fernhalten oder auslichten. Dagegen sind die im äusseren Teilgebiet in etwas stromexponierten Lagen vorkommenden benthopleustonischen *Stictyosiphon tortilis*-Matten der höheren Wasservegetation weniger lästig obschon sie z. B. die Ansiedlung losgerissener *Ruppia spiralis*-Sprosse verhindern können. Ebenso scheinen die aus losen *Cladophora aegagropila*-Zotten im inneren Teil des Gebietes bestehenden benthopleustonischen Matten recht selten der höheren Wasservegetation wirklich lästig zu sein.

II. Es gibt aber auch Arten, die im Gebiet eine *deutliche Anforderung auf zirkulierendes Wasser* zu haben scheinen:

<i>Zostera marina</i> .....	b	<i>Ranunculus obtusiflorus</i> .....	b
<i>Potamogeton nitens</i> .....	s	<i>Myriophyllum alterniflorum</i> .....	s
<i>Ruppia spiralis</i> .....	b		
<i>Zannichellia major</i> .....	b	<i>Tolypella nidifica</i> .....	b
<i>Butomus umbellatus</i> (submers) .....	s	<i>Chara baltica</i> .....	b
<i>Polygonum amphibium</i> .....	s		

4 dieser Arten wurden bereits als Wellengang bevorzugend erwähnt, die übrigen zeigen eine Vorliebe für tiefergelegene Stufen, wo die Welleneinwirkung nicht mehr deutlich ist und kommen in dieser Stufe besonders an Standorten mit zirkulierendem Wasser vor, z. B. auf Schwellen in den Sunden zwischen tieferen Wasserbecken. Für die Brackwasserarten des Verzeichnisses (b) steht die Bevorzugung stromexponierter Standorte in Zusammenhang mit der Salinitätsgrenze, sie ist also als eine Folgeerscheinung der Salinitätsforderung aufzufassen. In Bezug auf die 4 Süßwasserarten (s) ist es schwer eine andere Erklärung als eine primäre Vorliebe für zirkulierendes Wasser zu finden.

III. Die folgenden Arten *meiden Standorte mit zirkulierendem Wasser*:

<i>Potamogeton obtusifolius</i> .....	o	<i>Fontinalis antipyretica</i> .....	p
<i>Elodea canadensis</i> .....	hp	<i>Drepanocladus aduncus</i> .....	p
<i>Lemna trisulca</i> .....	p	<i>D. capillifolius</i> .....	p
<i>Ceratophyllum demersum</i> .....	p	<i>D. Sendtneri</i> .....	p
<i>Ranunculus circinatus</i> .....	hp		
<i>Myriophyllum verticillatum</i> .....	r	<i>Nitellopsis obtusa</i> .....	r
<i>Utricularia vulgaris</i> .....	p	( <i>Chara canescens</i> ) .....	r
<i>U. neglecta</i> .....	p		

Diese Gruppe umfasst: 1. Pleustophyten (p), 2. »Halbpleustophyten« (hp) — d. h. schwach bewurzelte Arten, die offenbar ebensogut rhizophytisch wie



benthopleustonisch leben können, ihre losen Sprosse steigen als Regel nicht zur Oberfläche, 3. eine schwach bewurzelte Art («oligorhizées», GADECEAU 1909, S. 102; vgl. LOHAMMAR 1938, S. 208), die während der Vegetationsperiode nicht benthopleustonisch leben kann (o) sowie 4. einige  $\pm$  zart gebaute Rhizophyten (r). Die einzige extrataeniatale Art dieser Gruppe, *Chara canescens*, ist einjährig, das Meiden der Wasserströmungen scheint durch die Zartheit der Art bedingt zu sein. Alle übrigen Arten bilden biologisch eine einheitliche Gruppe: auch die im Sommerhalbjahr rhizophytischen Arten überwintern wenigstens teilweise benthopleustonisch mit Hibernakeln oder hibernakelähnlichen Sprossen. Zwei der Arten (*Myriophyllum verticillatum*, *Utricularia vulgaris*) können sich überhaupt nicht ausserhalb der Röhrichstufe im freien, bewegten Wasser behaupten, die übrigen Arten zeigen fast alle eine auffallende Anhäufung der F am äusseren Röhrichtrande, wo die Diasporen der Bodendrift im dort gelegenen Bodendriftwall aufgefangen werden. Sie sind auch von der Bodentopographie recht stark abhängig: auf seichten Böden können sie sich — besonders dort, wo die Strömungen weniger ausgeprägt sind — recht gut anhaften und beibehalten, auf steiler in grössere Tiefen abfallenden Böden sind sie dagegen seltener, weil sie leicht in zu grosse Tiefen hinabgespült werden.

IV. Die folgenden Rhizophyten verhalten sich  $\pm$  *indifferent* zum hier behandelten Wasserströmungsfaktor:

<i>Sparganium simplex</i>	<i>Najas marina</i>	<i>Isoëtes lacustris</i>
<i>Potamogeton filiformis</i>	<i>Sagittaria sagittifolia</i>	
<i>P. pectinatus</i>	<i>Scirpus acicularis</i>	<i>Nitella flexilis</i>
<i>P. panormitanus</i>	<i>Nymphaea alba</i>	<i>Chara tomentosa</i>
<i>P. pusillus</i>	<i>Nuphar luteum</i>	<i>Ch. aspera</i>
<i>P. praelongus</i>	<i>Callitriche autumnalis</i>	<i>Ch. fragilis</i>
<i>P. perfoliatus</i>	( <i>Myriophyllum spicatum</i> )	
<i>Zannichellia repens</i>	<i>Littorella uniflora</i>	

*Myriophyllum spicatum* nimmt eine Zwischenstellung zwischen den Gruppen III und IV ein, indem die am Mutterind. befestigten Hibernakelsprosse brüchig sind und an stromexponierten Standorten offenbar leicht losgelöst und fortgeführt werden. Zwei Hibernakelüberwinterer gehören auffallenderweise zu dieser Gruppe (*Potamogeton panormitanus*, *P. pusillus*). Ihre Sprosse sind zart und schlaff und werden mit den Hibernakeln im Herbst offenbar in den Standboden eingebettet, wodurch die Arten sich an schwächerer Wasserströmung ausgesetzten Stellen beibehalten können.

V. Die Seichtwasserarten sollen hier wie erwähnt übergangen werden. Zwei von ihnen treten aber fast nur in Bachmündungen oder ihrer unmittelbaren Nähe auf: *Potamogeton alpinus*, *Juncus bulbosus*. Jedenfalls für die

letztere Art kann dieses in Zusammenhang mit ihrer Unfähigkeit eine Einfrierung zu überleben stehen.

Die Bedeutung der Wasserströmungen für die Verbreitungsbiologie der Arten wird im verbreitungsbiologischen Abschnitt behandelt.

### Die Eiswirkungen.

Das Eis wirkt teils direkt — und dann entweder durch seine Temperatur oder durch die Eiserosion — teils indirekt durch veränderte hydrologische Verhältnisse unter dem Eise.

Von den indirekten Wirkungen ist vor allem das Zustandekommen der unter dem Eise auswärts fließenden Süßwasserschicht zu nennen (s. S. 25). Diese Schicht kann einen Einfluss auf die in unveränderter Gestalt überwinternden halophilen Arten ausüben, was in Bezug auf *Zostera marina* und *Ruppia spiralis* wahrscheinlich zu sein scheint. In Bezug auf die Verhältnisse in stagnierenden Seichtwasserabschnitten unter dem Eise (seichte Wieke, Röhrlichtungen u. s. w.) wurden nicht Beobachtungen angestellt, weshalb es noch nicht sicher festgestellt werden kann ob hier Wasserverderbnis vorkommt und welche Rolle ihr bei dem Überwintern der höheren Wasservegetation zukommt (vgl. S. 145).

Die direkten Eiswirkungen üben dagegen ihren Einfluss nur auf die zugefrorene Oberflächenschicht aus. Die Eisdicke wurde von mir nicht im Gebiet untersucht, sie dürfte an Stellen ohne stärkere Wasserströmungen normal wenigstens 40—52 cm betragen (vgl. S. 36). Da der Wasserstand im Herbst und Winter oft besonders niedrig ist so dürfte die wenigstens zeitweilig zufrierende Stufe sich bis etwa 0,7 (—1,0) m Tiefe erstrecken.

In Bezug auf die verschiedenen mechanischen Einwirkungen des Eises (Eispressung, Eisschiebung, Eishebung) wird auf Teil II, S. 22 verwiesen. Bei der Beurteilung der Eiserosion zeigen die Röhrlichte an rohrbewachsenen Ufern deutlich an, wo Abschnitte vorkommen, die nicht der Eiserosion ausgesetzt waren, weil dort die vorjährigen Halme noch aufrecht stehen.

Die Temperaturwirkung des Eises tritt dadurch zu Tage, dass sie frostempfindliche Arten von der Eisstufe fernhält (Temperatur-Submergenz). Im Gebiet wurden nur Streubeobachtungen über die Kälteresistenz der Arten gemacht. Nach LIDFORSS (1907, S. 31), LOHAMMAR (1938, S. 222) und anderen Verfassern dürften wenigstens die folgenden Arten eine Einfrierung nicht — oder nur schlecht — ertragen:

Potamogeton obtusifolius	Ceratophyllum demersum	Nitellopsis obtusa
P. natans	Ranunculus circinatus	Chara tomentosa
Elodea canadensis	Littorella uniflora	Ch. fragilis (bulbillenlos)
Hydrocharis morsus-ranae		
Juncus bulbosus	Isoetes lacustris	

Wo diese Arten in der zufrierenden Stufe vorkommen ist es — besonders in Bezug auf die Pleustophyten und die mit frei im Wasser überwinternden Turionen versehenen Arten — wahrscheinlich, dass Diasporen im Frühling aus grösserer Tiefe hinaufgeschwemmt wurden, falls nicht am Standort Quellen, Bachmündungen, Schneedecken in Röhrichten oder dergl. die Dicke des Eises herabsetzen oder gar die Vereisung verhindern. LOHAMMAR erhielt in seinen Gefrierversuchen auch mit *Potamogeton gramineus*, *Myriophyllum spicatum* und *M. alterniflorum* negative Ergebnisse in Bezug auf die Kälteresistenz. Jedenfalls die 2 letzteren Arten treten aber im Untersuchungsgebiet in der zufrierenden Stufe so auf, dass ich es für durchaus möglich halte, dass sie dort ein Einfrieren ertragen können.

Die  $\pm$  kälteresistenten Arten können mit Rücksicht auf ihr Verhalten zur Eiserosion in zwei Gruppen eingeteilt werden:

I. Als perennierend Eiserosion nicht oder schlecht ertragende Arten:

<i>Alisma Plantago-aquatica</i>	<i>Ranunculus confervoides</i>	<i>Callitriche verna</i> (IIb)
<i>Butomus umbellatus</i>	<i>R. obtusiflorus</i>	<i>C. polymorpha</i> (IIb)
<i>Nymphaea alba</i>	<i>Subularia aquatica</i> (IIb)	<i>Myriophyllum spicatum</i>
<i>Nuphar luteum</i>	<i>Crassula aquatica</i> (IIb)	

Hierher gehören teils Rhizomüberwinterer (die 4 ersten Arten) mit verhältnismässig dicken und oberflächlich gelegenen Rhizomen, teils Arten, die mit Wassersprossen überwintern (wenigstens die meisten der übrigen Arten). Die Eiserosion zerfetzt oder entwurzelt die Rhizome und reisst die überwinternden Wassersprosse los. Hiermit soll aber keineswegs gesagt werden, dass die Überwinterungsorgane dabei stets zu Grunde gehen, sondern nur dass das fortwährende Leben an eiserodierten Standorten den dort überwinternden Ind. schwer ist. Die losgerissenen Sprosse dürften in vielen Fällen lebensfähig sein und sich von neuem ansiedeln können. Die meisten Arten dieser Gruppe kommen jedoch als einjährig (aus Samen oder vegetative Diasporen entstandene Ind.) in der eiserodierten Stufe öfter (Zwergamphiphyten) oder seltener vor.

II. Gegen Eiserosion  $\pm$  unempfindliche Arten:

a. perennierende, im Boden gelegene oder angewurzelte Überwinterungsorgane:

<i>Potamogeton filiformis</i>	<i>P. perfoliatus</i>	<i>Ranunculus reptans</i>
<i>P. pectinatus</i>	<i>Sagittaria sagittifolia</i>	
<i>P. panormitanus</i>	<i>Scirpus parvulus</i>	<i>Isoëtes echinospora</i>
<i>P. nitens</i>	<i>Sc. acicularis</i>	

Besonders die 4 letzterwähnten Zwergamphiphyten sowie *Potamogeton filiformis* und *P. nitens* können sich vorzüglich in der eiserodierten Stufe



beibehalten. Die übrigen Arten scheinen an stärker eiserodierten Standorten seltener vorzukommen, was freilich in Bezug auf einige Arten auf ihr Verhalten zum Wellengangsfaktor zurückzuführen sein kann (*Potamogeton pannonitanus*, *Sagittaria*).

#### b. Thero-Hydrophyten:

<i>Ruppia rostellata</i>	<i>Z. major</i>	<i>E. triandra</i>
<i>R. brachypus</i>	<i>Najas marina</i>	<i>Limosella aquatica</i>
<i>Zannichellia repens</i>	<i>Callitriche autumnalis</i>	
<i>Z. pedunculata</i>	<i>Elatine Hydropiper</i>	

In Bezug auf die *Ruppia*- und *Zannichellia*-Arten ist es mir noch unbekannt inwiefern auch die Rhizome im Gebiet überwintern und der Eiserosion standhalten können, was in südlicheren Gegenden mit geringeren Eiswirkungen jedenfalls geschehen soll. In den allermeisten Fällen dürften mindestens die Ind. der 4 ersterwähnten Arten im Gebiet aus vorjährigen Samen hervorgehen.

Dieser Gruppe schliessen sich die meisten Characeen der eiserodierten Stufe an, die entweder mit Sporen (*Nitella Wahlbergiana*, *N. Nordstedtiana*, *Tolypella*, *Chara Braunii*, *Ch. canescens*) oder Knollen (*Ch. aspera*, *Ch. fragilis* teilweise) überwintern. Die 2 letzterwähnten Arten stehen am ehesten zwischen den Gruppen a und b, da ihre im Boden gelegenen Knollen sich biologisch wie Sporen verhalten.

#### c. Pleustophyten:

Die *Lemna*- und *Utricularia*-Arten sowie die Wassermoose.

Aus anderen Gründen (Wellengangsfaktor) fehlen die Pleustophyten ja meistens an den Abschnitten, wo eine Eiserosion sich stärker geltend macht. Besonders die Wassermoose gedeihen aber im innersten PW gut an Standorten, die vermutlich infolge der winterlichen Verhältnisse Phanerogamen nicht zusagen.

Da die Verhältnisse im Winter wie erwähnt von mir nicht näher untersucht wurden sind in der obigen Darstellung des Verhaltens zum Eisfaktor nur diejenigen Arten erwähnt, deren Reaktion  $\pm$  klar zu sein scheint.

#### Die Salinität.

Bei der Beurteilung der Salinitätsamplituden der Organismen darf man sich natürlich nur auf wirklichkeitsgetreue Salinitätsangaben stützen. Gar zu oft findet man aber in der Literatur Angaben, die sich nicht auf Salinitätsanalysen von Fundorten des betreffenden Organismus gründen, sondern Zusammenstellungen von Fundortsangaben und allgemeinen Salinitäts-

karten — z. B. der ganzen Ostsee — sind. Diese allgemeinen Salinitätskarten spiegeln meistens die Verhältnisse in offener See ab, in Küstennähe besitzen sie deshalb Beweiskraft nur in Bezug auf den äussersten Meeressaum solcher Gebiete, die nicht grössere Süsswasserzuflüsse empfangen. In Gebieten mit Süsswasserzufluss und in Schärengeländen spiegeln diese allgemeinen Angaben keineswegs die Abstufungen der Salinität ab. Falls aus solchen Gebieten nicht genauere Untersuchungen über die Salinität vorliegen — was nur selten der Fall ist — muss man sich wie z. B. ULVINEN (1937) damit begnügen, die Verbreitungsverhältnisse der Arten darzustellen ohne sie in Verbindung mit genaueren Salinitätsangaben zu bringen. Es würde kaum einem Ökologen einfallen am Schreibtisch die Amplituden anderer chemischer Wasser- oder Bodenfaktoren der Standorte (z. B. pH, spez. Leitvermögen) nur auf Grund der Fundortsangaben anderer Verfasser und allgemein gehaltener Zusammenstellungen des Wechsels der Faktoren ziffermässig darzustellen. Salinitätsschätzungen dieser Art sind leider nicht selten. Keineswegs immer geht aus solchen Angaben klar hervor, dass sie nur Schreibtischkonstruktionen sind.

Zu Fehlschlüssen verlockend sind auch solche an und für sich nicht unrichtige Angaben, wie die von SAMUELSSON (1934, S. 20) veröffentlichte Tabelle über Arten, die in drei Gebieten am Bottnischen Meerbusen in brackischem Wasser angetroffen sind. SAMUELSSON hat der Tabelle eine Angabe über den mittleren Salzgehalt des Oberflächenwassers in diesen Gebieten nach »Atlas över Finland« veröffentlicht und erwähnt, dass die Salinität »in den inneren Teilen sicher niedriger« ist. Er erwähnt aber nicht, dass die Angaben im Atlas över Finland sich auf das offene Meer und den äussersten Meeressaum beziehen, wo nur wenige von den in der Tabelle erwähnten Arten vorkommen dürften. Andere Verf. haben SAMUELSSONS Angaben so gedeutet, als kämen die von ihm erwähnten Arten in Wasser von der erwähnten Salinität vor, was aber keineswegs der Fall zu sein braucht und in einigen Fällen ausgeschlossen zu sein scheint, wie im speziellen Teil näher erörtert wird.

In brackwasserökologischen Arbeiten findet man nicht selten, dass die mittlere Salinität als Ausdruck des vom Salinitätsfaktor ausgeübten Einflusses angeführt wird. Für die Organismen sind aber nicht die abstrakten Mittelwerte, sondern die Extremwerte und die Häufigkeit, Lage und Grösse der Schwingungen von Bedeutung (vgl. HALME 1944, S. 63). Das Heranziehen der Mittelwerte wo Angaben über die Salinität verlangt werden ist oft dadurch bedingt, dass solche Werte aus der Literatur verhältnismässig leicht zu erhalten sind, während Angaben über Extremwerte und Schwingungen oft eigene zeitraubende und mühsame Feldarbeiten voraussetzen, die zum Teil während ungewöhnlicher Strom- und Witterungsverhältnisse ausgeführt werden müssten. Wo man sich mit Mittelwerten begnügen muss sollte dieses klar erwähnt werden.

Die Salinitätsverhältnisse im Gebiet werden auf S. 27—31 geschildert. Die Ergebnisse der »zweiten Pojowiekexpedition« 1936—37 sind im Folgenden als für das Gebiet  $\pm$  normal aufgefasst, sie stimmen mit meinen Beobachtungen der Jahre 1936—37 und 1945—47 verhältnismässig gut überein. Die Salinität nimmt recht regelmässig auswärts zu. Die Schwingungsamplitude des Sommerhalbjahres (Tab. 1, S. 31) dürfte an sämtlichen Stationen ausser Stat. I (Amplitude 0,34 ‰) zwischen 1 und 2 ‰ liegen (1,21—1,89 ‰). Die Salinität ist also verhältnismässig stabil. Die Mittelwerte des Sommerhalbjahres dürften im Gebiet als Regel in der Nähe der Maximalwerte gelegen sein. Über die Häufigkeit der Salinitätsschwingungen geben Fig. 1 (S. 28) und die Diagramme von HALME (1944, S. 27—37) eine Vorstellung. Die Messungsergebnisse des Jahres 1938 (und der nachfolgenden Jahre, vgl. S. 29) zeigen, dass ausnahmsweise die auf S. 31 erwähnten Maximalwerte mit etwa 0,75—0,5 ‰ überschritten werden können.

*Horizontale Grenzen.* Tab. 8 gibt eine Übersicht über die Salinitätsamplituden der höheren Wasserpflanzen im Gebiet. In der Tabelle habe ich versucht die Extremwerte eines »normalen« Sommerhalbjahres an den Standorten der Arten darzustellen. Hierbei stütze ich mich teils auf die Ergebnisse der Pojowiekexpeditionen, teils auf eigene Salinitätsproben, die besonders an den Verbreitungsgrenzen der Arten genommen wurden. In extremen Jahren können die Amplituden wenigstens in Bezug auf einige Arten überschritten werden. Da im extremen Jahr 1938 nur gewisse Teile des Gebietes untersucht wurden sind die Ergebnisse dieses Jahres als Regel nicht in der Tabelle vollauf berücksichtigt worden, da die relative Abstufung der Arten hierdurch gestört worden wäre.

Diese Abstufung scheint mir wichtiger zu sein als die absoluten Salinitätsgrenzwerte, welche ja in hydrologisch verschiedenen Gebieten stärker wechseln können.

Wie bekannt hat REDEKE (1922, S. 330; 1933, S. 50) das Brackwasser in den Niederlanden nach dem Chlorgehalt folgendermassen eingeteilt:

	Cl, g/l	Salinität	
Süsswasser	< 0,1	< 0,18 ‰	infrahalin
Brackwasser	0,1—1,0	0,18—1,8 ‰	oligohalin
	1,0—10,0	1,8—18 ‰	mesohalin
	10,0—17,0	18—30 ‰	polyhalin
Meerwasser	> 17,0	> 30 ‰	ultrahalin

Er erwähnt (1933, S. 52), dass »es sich gezeigt hat, dass die Verbreitung der halophilen Organismen, auch in ausländischen Brackwassergebieten, im grossen ganzen ebenfalls durch diese Grenzen bestimmt wird«. In seiner Definition des Begriffes Brackwasser sagt REDEKE (1933, S. 46) aus, dass



er als Brackwasser nur ein »Gemisch von Süßwasser und Meereswasser s. str.« auffasst, weil das Verhältnis der gelösten Salze in salzigen Binnengewässern als Regel von dem des normalen Brackwassers abweicht. Aus demselben Grunde habe ich in Bezug auf die Salinitätsamplituden fast nur Angaben aus anderen marinen Brackwassergebieten zum Vergleich herangezogen.

HALME (1944, S. 60) zieht, teilweise nach VÄLIKANGAS (1933, S. 104), nach den Verhältnissen in der inneren Ostsee die Grenzen der niedrigeren Salinitätsstufen etwas anders:

infrahalin	$< 0,5 \text{ ‰}$
oligohalin	$0,5—3,0 \text{ ‰}$
$\beta$ -mesohalin <sup>1</sup>	$3,0—8,0 \text{ ‰}$

Die beiden Einteilungen stehen keineswegs in Widerspruch zu einander, sondern entsprechen den verschiedenartigen Verhältnissen in der inneren Ostsee und in Gebieten mit stärker salzigem Wasser. »Es ist ja nicht das Ziel der Forschung, ein System für sich aufzustellen, sondern ein System, in welchem die Lebensforderungen der Organismen, ihre Abhängigkeit von den Milieubedingungen, den physikalischen und chemischen, sowie den biologischen Verhältnissen des Biotops, zu einem gesetzmässigen Ausdruck kommen« (VÄLIKANGAS 1933, S. 108).

Es ist ganz natürlich, dass die Grenzwerte der Stufen des Salinitätsspektrums beim Einwärtsgehen vom vollsalzigen Weltmeerwasser zum schwach brackischen Wasser der inneren Ostsee sich verändern. In den kleinen Brackwassergebieten, die an die Weltmeere grenzen, sind die Salinitätsschwingungen meistens gross und treten infolge der Gezeiteneinwirkung  $\pm$  regelmässig ein. Da wie erwähnt die Extremwerte, die Schwingungsamplitude und Schwingungsfrequenz offenbar grösstenteils das Verhalten zum Salinitätsfaktor bedingen so liegen dort die Aussengrenzen der Süßwasserarten im Salinitätsspektrum sehr niedrig. Je weiter wir gegen die Ostsee einwärts gehen, um so mehr stabilisieren sich die Verhältnisse (vgl. Fig. 4). Die Gezeiten verlieren ihre Bedeutung. Das Hauptbecken der Ostsee zeigt recht stabile Salinitätsverhältnisse, ebenso seine grossen Meerbusen. Auch in solchen fjordähnlichen Flussmündungsgebieten wie es das Untersuchungsgebiet ist sind die Salinitätsschwankungen von geringer Grösse (normal nicht über  $2 \text{ ‰}$ ). Die salinitäts-

<sup>1</sup> Die Einteilung in  $\alpha$ - und  $\beta$ -mesohalin folgt hier VÄLIKANGAS (1926, S. 221; 1933). REDEKE (z. B. 1933, S. 50) und z. B. STEEMANN NIELSEN (1944, S. 35) nehmen  $\alpha$  und  $\beta$  in umgekehrter Bedeutung auf. Als Regel wird aber in den Spektraleinteilungen der aquatischen Faktoren wie hier  $\beta$  für die niedrigere meso-Stufe reserviert,  $\alpha$  für die höhere (vgl. OLSEN 1950, S. 12; OLSEN (S. 336) verwendet aber gleichzeitig  $\alpha$  und  $\beta$  in Zusammenhang mit den Salinitätsstufen in ganz anderer Bedeutung: »hydrospheric types«).

bedingten Grenzen der Süsswasserarten und der Salz- und Brackwasserarten nähern sich deshalb in der Ostsee einander (LUTHER 1951b).

Salinitätsstufen, die in Brackwassergebieten an den Küsten der Weltmeere nur unbedeutende Flächen einnehmen, und deshalb biogeographisch von geringer Bedeutung sind, erstrecken sich in der Ostsee über weit ausgedehnte Gebiete. Hier ist der Salinitätsfaktor ein biogeographischer Faktor ersten Ranges und Salinitätsschwankungen, die einem Leser aus weltmeernahen Gebieten unbedeutend erscheinen können sind im Gegenteil physiognomisch von

recht grosser Bedeutung.

Ein Blick auf Tab. 8 zeigt, dass sehr viele Süsswasserarten zwischen 2,0 und 2,5 (—3,0) ‰ im Gebiet ihre äussere Grenze erreichen, es sind durchwegs Arten die in salzigeren Gebieten als oligohalin bezeichnet werden. Ein direkter Vergleich mit Angaben aus solchen Gebieten ist schwer durchzuführen, da nur äusserst wenige Brackwassergebiete bisher in dieser Hinsicht näher untersucht wurden. Die Untersuchungsintensität muss natürlich recht gross sein um Schlüsse über den wirklichen Verlauf der Grenzen zu erlauben. Nur die Angaben OSTENFELDS (1918) aus Randers Fjord möchte ich hier zum Vergleich heranziehen (Tab. 9 und Fig. 5). Die gezeitenbedingten täglichen Salinitätsvariationen sind dort bedeutend, nach OSTENFELD (1918, S. 191) bei 5 ‰ mittlerer Salinität  $\pm 2$  ‰ (Amplitude also 3—7 ‰), so auch die vertikalen Variationen innerhalb der von den höheren Wasserpflanzen bewohnten Stufe (JACOBSEN 1918a, S. 141). Dazu kommen dort unperiodische extreme Hochwasser mit hoher Salinität vor. So wurde im normal völlig süssen Hafenwasser der Stadt Randers während eines Hochwassers ein Salzgehalt von 15 ‰ ermittelt. Für Randers Fjord gibt OSTENFELD Mittelwerte an (in Bezug auf etwas nähere Salinitätsangaben s. JACOBSEN 1918b), meine Extremwerte normaler Jahre stehen wie erwähnt den Mittel-

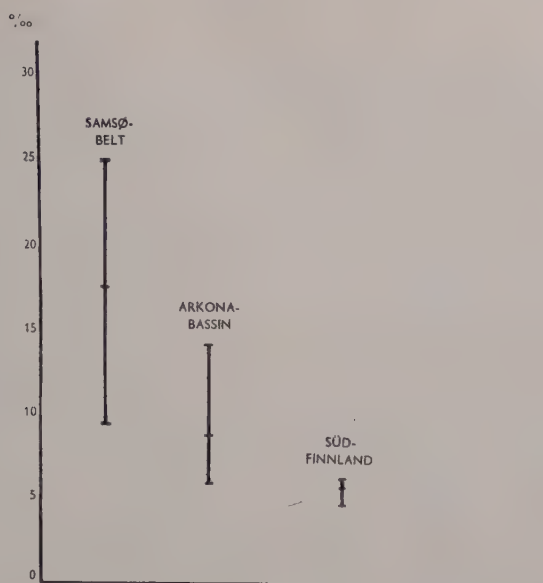


Fig. 4. Schwankungsamplituden der Oberflächen-salinität.

Tab. 8. Die totalen Salinitätsamplituden

Salinität ‰	0	1	2	3	4	5	6
<i>Zostera marina</i> .....							
<i>Zannichellia major</i> ...							
<i>Ruppia spiralis</i> .....							
<i>Chara canescens</i> .....							
<i>Ruppia brachypus</i> ...							
<i>Chara baltica</i> .....							
<i>Scirpus parvulus</i> .....							
<i>Ruppia rostellata</i> ...							
<i>Ranunc. obtusiflorus</i>							
<i>Tolypella nidifica</i> ...							
<i>Zannich. pedunculata</i>							
<i>Potamog. filiformis</i> ...							
<i>Chara tomentosa</i> .....							
<i>Najas marina</i> .....							
<i>Potamog. panormitan.</i>							
<i>P. pectinatus</i> .....							
<i>P. perfoliatus</i> .....							
<i>Zannichellia repens</i> ...							
<i>Scirpus acicularis</i> ...							
<i>Ranunc. circinatus</i> ...							
<i>R. reptans</i> .....							
<i>Crassula aquatica</i> ...							
<i>Callitr. autumnalis</i> ...							
<i>Myrioph. spicatum</i> ...							
<i>Limosella aquatica</i> ...							
<i>Drep. aduncus coll.</i> ...							
<i>Chara aspera</i> .....							
<i>Ch. fragilis</i> .....							
<i>Ceratoph. demersum</i> .							
<i>Hipp. vulg. (submers)</i>							
<i>Isoëtes lacustris</i> ...							
<i>Potamogeton nitens</i> .							
<i>Butomus umbellatus</i>							
<i>Fontin. antipyretica</i> .							
<i>Nitella flexilis</i> .....							
<i>Alisma Plant.-aquat.</i>							
<i>Lemna trisulca</i> .....							
<i>Elatine Hydropiper</i> ...							
<i>Myrioph. verticillat.</i> .							
<i>M. alterniflorum</i> .....							
<i>Littorella uniflora</i> ...							
<i>Elatine triandra</i> .....							



der höheren Wasserpflanzen im Gebiet.

Salinität ‰	0	1	2	3	4	5	6
<i>Callitriche verna</i> .....				↑--↑			
<i>Nitellopsis obtusa</i> ...	↑		↑				
<i>Utricularia neglecta</i> .	↑--↑		↑				
<i>Elodea canadensis</i> ...			↑				
<i>Polygon. amphibium</i>			↑				
<i>Nymphaea</i> a. *cand.			↑				
<i>Ranunc. confervoides</i>			↑				
<i>Subularia aquatica</i> ...			↑				
<i>Utricularia vulgaris</i> ...			↑				
<i>U. intermedia</i> .....			↑				
<i>Isoetes echinospora</i> ...			↑				
<i>Utricularia minor</i> ...			↑				
<i>Lemna minor</i> .....			↑--↑				
<i>Potamogeton pusillus</i>			↑--↑				
<i>P. praelongus</i> .....			↑--↑				
<i>Sagitt. sagittifolia</i> ...			↑				
<i>Nuphar luteum</i> .....			↑				
<i>Ranunc. sp. (trich.?)</i>			↑				
<i>Callitr. polymorpha</i> ...			↑				
<i>Drepanocl. capillif.</i> ...			↑				
<i>Nitella Nordstedtiana</i>			↑				
<i>Sparganium minimum</i>			↑				
<i>Potamog. obtusifol.</i> ...			↑				
<i>Rhynchos. ripar.</i> .			↑--↑				
<i>Potamogeton natans</i>							
<i>Hydroch. Morsus-ran.</i>			--↑				
<i>Juncus bulbosus</i> .....			--↑				
<i>Sparganium simplex</i> .			-->				
<i>Nymphaea</i> a. *meloc.			↑				
<i>Calliergon megaloph.</i>							
<i>Drepanocl. Sendtneri</i>							
<i>Potamogeton alpinus</i>			↑--↑				
<i>P. gramineus</i> .....			↑--↑				
<i>Nitella Wahlbergiana</i>			↑--↑				
<i>Sparganium Friesii?</i> .							
<i>Fissidens Julianus</i> ...							
<i>Chara Braunii</i> .....							
<i>Fontinalis hypnoides</i>			↑--↑				
<i>Drepanocl. tundrae</i> ...			↑				
<i>D. procerus</i> .....			↑				
<i>D. trichophyllus</i> .....			↑				
<i>D. exannulatus</i> .....			↑				

Tab. 9. Salinitätsgrenzen in ‰ im Ekenäs-Gebiet und in Randers Fjord (vgl. Fig. 5).

	Ekenäs-Geb. (LUTHER)	Randers Fjord (OSTENFELD)
<i>Zostera marina</i> .....	5,0	7,0
<i>Potamogeton natans</i> .....	2,0(—3,0)	0,2—0,5
<i>P. nitens</i> .....	4,0	< 0,5
<i>Alisma Plantago-aquatica</i> .....	3,0	< 0,5
<i>Sagittaria sagittifolia</i> .....	2,25	< 0,5
<i>Butomus umbellatus</i> .....	4,0	Süßwasser
<i>Elodea canadensis</i> .....	2,5	etwa 1,0
<i>Lemna trisulca</i> .....	2,5(—4,0)	» 1,0
<i>L. minor</i> .....	2,3(—2,5)	0,5
<i>Nymphaea alba</i> (coll.) .....	2,5	1,0—1,5
<i>Nuphar luteum</i> .....	2,25	etwa 1,0
<i>Ceratophyllum demersum</i> .....	5,5?	» 1,0
<i>Ranunculus circinatus</i> .....	> 5,5(—6,0)	» 0,5
<i>Callitriche autumnalis</i> .....	> 5,5(—6,0)	0,5(—1,0)
<i>Nitellopsis obtusa</i> .....	2,5	0,5—2,0

werten des Sommerhalbjahres recht nahe. Die Werte der Tab. 9 (und Fig. 5) dürften einander deshalb recht gut entsprechen.

Bei dem Vergleich der Werte aus den beiden Gebieten muss freilich beachtet werden, dass in meinem Gebiet alle in Tab. 9 erwähnten Grenzen salinitätsbedingt sind, während OSTENFELD nicht untersucht hat inwiefern andere Ursachen als die veränderte Salinität die Verbreitungsgrenzen in Randers Fjord etwa bedingen könnten. In Bezug auf *Ceratophyllum demersum* liegen vermutlich solche Umstände vor, da die Art nach HOFFMANN (1937, S. 237) in der Schlei bis wenigstens 4,76 ‰ mittlere Salinität vordringt, was ja recht stark an den Verhältnissen in meinem Gebiet erinnert. Die Haupttendenz der Tabelle ist jedenfalls völlig klar. Die Süßwasserarten dringen in meinem Gebiet bedeutend weiter im Brackwasser vor, *Zostera* wieder dringt etwas weiter gegen das süsse Wasser vor.

Im Gebiet liegt nach der Verteilung der höheren Wasservegetation die obere Grenze des infrahalinen Süßwassergebietes etwa bei einer mittleren Salinität von 0,5 ‰ (maximal 0,6—1,0 ‰), die Grenze zwischen dem oligohalinen und  $\beta$ -mesohalinen Gebiet bei einer mittleren (fast maximalen) Salinität von 2,5—3,0 ‰. Hierbei werden nur die Verhältnisse des Sommerhalbjahres = der Vegetationsperiode beachtet.

Muss man sich mit Salinitätsmittelwerten oder Einzelanalysen begnügen so muss für das Salinitätsspektrum eine gleitende Skala in Anwendung genommen werden, in der die Grenzen der Stufen von den im Gebiet vorkommenden Salinitätswechselungen abhängig sind. Die Grenzen der stärker ausgesüßten

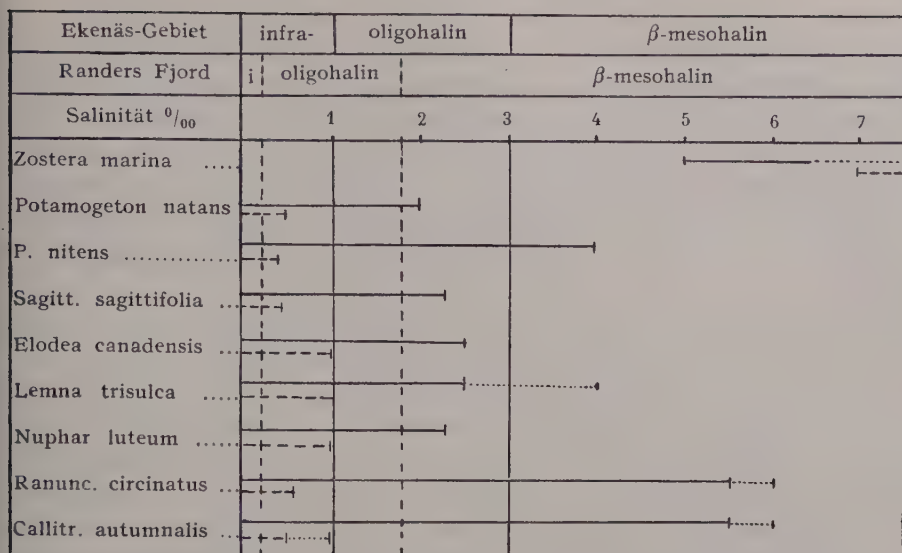


Fig. 5. Salinitätsgrenzen im Ekenäs-Gebiet (—) und in Randers Fjord (---) (vgl. Tab. 9).

Stufen würden demgemäss theoretisch in Brackwasser ohne Salinitätswechselungen am höchsten liegen, in Wasser mit starken Salinitätswechselungen am niedrigsten. Für die Feststellung dieser Stufengrenzen in Gewässern mit verschiedenartigem Salinitätsrhythmus wäre es von Nutzen das Verhalten einiger allgemeiner verbreiteter Indikatorarten in ihnen zu untersuchen. Bis auf weiteres können die Abstufungen der gleitenden Skala nur in obiger Weise angedeutet werden.

HALME (1944, S. 63) hat für die relativen Schwankungen des Salzgehaltes die Bezeichnung »relative Euryhalinität des Wassers« eingeführt, die er »als Prozent der grössten (entweder positiven oder negativen) S-Abweichung vom Jahresmittel des betreffenden Untersuchungspunktes« ausdrückt. Für die Beurteilung der Salinitätsgrenzen der Organismen wäre vielmehr eine Zusammenstellung der Mittelwerte, der Extremwerte und der, z. B. prozentuellen, Häufigkeit der verschiedenen Salinitäten während der Vegetationsperiode<sup>1</sup> von Bedeutung.

Im Vergleich mit den zahlenmässigen Salinitätsangaben sind die Bezeichnungen oligohalin, mesohalin u. s. w. von geringer Genauigkeit. Es dürfte aber oft möglich sein die Zugehörigkeit eines Gewässers zu einer dieser Gruppen festzustellen auch wenn eine nähere Ermittlung der Salinitäts-

<sup>1</sup> In Bezug auf Arten mit empfindlichen Überwinterungsorganen müssen die entsprechenden Werte natürlich für das ganze Jahr berechnet werden.



schwankungen nicht vorgenommen wird (vgl. OLSEN 1950, S. 335). Nachfolgend werden die im Gebiet vorkommenden höheren Wasserpflanzen auf diese Salinitätsgruppen verteilt. Hierbei beschränke ich mich ausschliesslich auf die Verhältnisse im Untersuchungsgebiet, weil wie erwähnt die zur Verfügung stehenden Vergleichsangaben aus anderen Gebieten grossenteils in dieser Hinsicht mangelhaft und schwer zu verwerten sind. Die Arten sind innerhalb der Gruppen nach der Lage der Salinitätsamplituden im Gebiet geordnet, in dieser Hinsicht ebenbürtige Arten jedoch in systematischer Folge.

$\beta$ -Mesohaline Arten: *Zostera marina*, *Zannichellia major*, *Ruppia spiralis*, *R. brachypus*, *Chara canescens*, *Ch. baltica*, *Scirpus parvulus*.

Oligo— $\beta$ -mesohaline Arten: *Ruppia rostellata*, *Ranunculus obtusiflorus*, *Tolypella nidifica*, *Zannichellia pedunculata*, *Potamogeton filiformis*, *Chara tomentosa*, *Najas marina*.

Infra— $\beta$ -mesohaline Arten: *Potamogeton panormitanus*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Zannichellia repens*, *Scirpus acicularis*, *Ranunculus circinatus*, *R. reptans*, *Crassula aquatica*, *Callitriche autumnalis*, *Myriophyllum spicatum*, *Limosella aquatica*, *Drepanocladus aduncus* coll., *Chara aspera*, *Ch. fragilis*, *Ceratophyllum demersum*.

Infra — schwach  $\beta$ -mesohaline Arten: *Hippuris vulgaris* (submers), *Isoetes lacustris*, *Potamogeton nitens*, *Butomus umbellatus*, *Fontinalis antipyretica*, *Nitella flexilis*.

Infra—oligohaline Arten: *Alisma Plantago-aquatica*, *Lemna trisulca*, *Elatine Hydropiper*, *Myriophyllum verticillatum*, *M. alterniflorum*, *Littorella uniflora*, *Callitriche verna*, *Elatine triandra*, *Nitellopsis obtusa*, *Utricularia neglecta*, *Elodea canadensis*, *Polygonum amphibium*, *Nymphaea alba* ssp. *candida*, *Ranunculus confervoides*, *Subularia aquatica*, *Utricularia vulgaris*, *U. intermedia*, *Isoetes echinospora*, *Utricularia minor*, *Lemna minor*, *Potamogeton pusillus*, *P. praelongus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Nuphar luteum*, *Ranunculus* sp. (*trichophyllus*?), *Callitriche polymorpha*, *Drepanocladus capillifolius*, *Nitella Nordstedtiana*, *Sparganium minimum*, *Potamogeton obtusifolius*, *Rhynchosstegium riparioides*, *Potamogeton natans*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Juncus bulbosus*, *Sparganium simplex*, *Nymphaea alba* ssp. *melocarpa*, *Calliargon megalophyllum*, *Drepanocladus Sendtneri*, *Potamogeton alpinus*, *P. gramineus*, *Nitella Wahlbergiana*.

Infrahaline Arten (Grenze gegen die vorige Gruppe nicht ganz scharf): *Sparganium Friesii*?, *Fissidens Julianus*, *Chara Braunii*, *Fontinalis hypnoides*, *Drepanocladus tundrae*, *D. procerus*, *D. trichophyllus*, *D. exannulatus*.

Eine abweichende Einteilung wurde von KOLBE (1927, S. 112; 1932, S. 270) eingeführt und u. a. von IVERSEN (1934, S. 19; 1936, S. 62) gebraucht. Sie berücksichtigt hauptsächlich salzige Binnengewässer aber auch »Mün-

dungsgebiete von Flüssen» und [stärker] salzige Meere. Die numerischen Grenzwerte dieses Systems sind etwas abweichend, zum Teil weil in den salzigen Binnengewässern neben NaCl auch  $MgCl_2$  in grösserer Menge vorkommt. Die Einteilung KOLBES bezieht sich nur auf die Organismen, nicht auf die Gewässer selbst. Von den 4 Hauptgruppen KOLBES (Polyhalobien, Euhalobien, Mesohalobien, Oligohalobien) interessiert uns hier hauptsächlich die letzte. Die obere Grenze der Oligohalobien zieht KOLBE bei etwa 5 ‰ Salinität, eine untere Grenze gegen das Süsswasser gibt er nicht an. Somit würde fast mein ganzes Untersuchungsgebiet Wuchsbereich der Oligohalobien KOLBES sein. Die Oligohalobien teilt er weiter in halophile, indifferente und halophobe Formen ein. Eine Parallelisierung der Einteilung KOLBES mit der abgeänderten Einteilung REDEKES kann nicht ohne weiteres stattfinden. Die von KOLBE (1927, S. 114; 1932, S. 271) veröffentlichten »Sammelkurven« zeigen jedoch, dass die halophilen Oligohalobien KOLBES etwa das schwächer  $\beta$ -mesohaline Wasser bevorzugen, die indifferenten Oligohalobien bevorzugen das oligohaline Gebiet und seine halophoben Oligohalobien zeigen in dem infrahalinen Süsswasser ihre grösste Entfaltung.

Der halophil oligohalobe Typus KOLBES (Maximum bei etwa 12 ‰, Optimum bei 5 ‰, Minimum bei (1—)2 ‰) ist unter den höheren Wasserpflanzen des Gebietes sehr spärlich vertreten, hierher gehört am ehesten *Scirpus parvulus*. Der indifferent oligohalobe Typus (Optimum etwa 2—4 ‰, Max. 7,5 ‰, starke Abnahme gegen 0 ‰) entspricht in Nordeuropa etwa dem Typus der das Urgesteinswasser fliehenden Arten (vgl. S. 103), dem Verhalten in Nordeuropa nach wären aber besonders diese Arten als halophil anzusprechen. Der halophob oligohalobe Typus ist der KOLBESchen Kurve nach infra-oligohalin.

Nicht alle in Tab. 8 erwähnte Salinitätsamplituden stellen wahre salinitätsbedingte Grenzen dar.

#### I. Salinitätsbedingte Aussengrenzen haben:

<i>Sparganium minimum</i>	<i>Hydrocharis Morsus-ranae</i>	<i>Myriophyllum verticillatum</i>
<i>S. simplex</i>	<i>Lemna trisulca</i> (t)	<i>M. alterniflorum</i>
<i>Potamogeton obtusifolius</i> (?)	<i>L. minor</i>	<i>Hippuris vulgaris</i> (submers)
<i>P. pusillus</i> (? , t)	<i>Juncus bulbosus</i> (?)	<i>Utricularia vulgaris</i>
<i>P. alpinus</i>	<i>Polygonum amphibium</i>	<i>U. neglecta</i>
<i>P. natans</i>	<i>Nymphaea alba</i>	<i>U. intermedia</i>
<i>P. gramineus</i>	<i>Nuphar luteum</i>	<i>U. minor</i>
<i>P. nitens</i>	<i>Ranunculus confervoides</i>	<i>Littorella uniflora</i>
<i>P. praelongus</i>	<i>R. sp. (trichophyllus?)</i> (?)	<i>Isoetes lacustris</i>
<i>Alisma Plantago-aquatica</i>	<i>Subularia aquatica</i>	<i>I. echinospora</i>
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	<i>Callitriche verna</i> (t)	
<i>Butomus umbellatus</i>	<i>C. polymorpha</i>	
<i>Elodea canadensis</i>	<i>Elatine Hydropiper</i>	<i>Fissidens Julianus</i> (?)
	<i>E. triandra</i>	<i>Fontinalis antipyretica</i>

Fontinalis hypnoides	D. tundrae (? , t)	N. Wahlbergiana
Rhynchosstegium riparioides	D. procerus (? , t)	N. Nordstedtiana
Calliergon megalophyllum	D. trichophyllum (t)	Nitellopsis obtusa
Drepanocladus capillifolius		Chara Braunii (?)
D. Sendtneri	Nitella flexilis (t)	

Auf die mit (t) bezeichneten Arten wirken möglicherweise auch topographische Umstände ein, für die mit (?) bezeichneten ist es unsicher ob sie eine durch ihre Salinitätstoleranz bedingte Grenze erreicht haben.

## II. Salinitätsbedingte Innengrenzen haben:

Zostera marina	Z. major	Tolypella nidifica
Ruppia brachypus	Scirpus parvulus	Chara canescens (t)
R. spiralis	Ranunculus obtusiflorus	Ch. baltica
Zannichellia pedunculata		

Diese Arten sind — wie auch *Ruppia rostellata*, deren Innengrenze im Gebiet topographisch bedingt zu sein scheint — in Nordeuropa fast gänzlich auf das brackische Wasser beschränkt. Nordische Süßwasserfundorte werden nur für *Ranunculus obtusiflorus* (2 F in Schweden, s. SAMUELSSON 1934, S. 28) und *Zannichellia major* (1 F in Dänemark, s. IVERSEN 1936, S. 98) angeführt. Diese 2 Arten vermitteln den Übergang zur folgenden Gruppe:

## III. Innengrenze durch Aussüssung des Brackwassers mit den Arten nicht zusagendem Urgesteins-Süßwasser bedingt:

Potamogeton filiformis	Ranunculus confervoides	Nitellopsis obtusa
P. pectinatus	Callitriche autumnalis	Chara tomentosa
P. panormitanus	Myriophyllum spicatum	Ch. aspera
Zannichellia repens	Utricularia neglecta	
Najas marina		

Diese Arten kommen in Nordeuropa auch in süßem Wasser vor, zeigen aber im Gebiet deutlich wasserchemisch bedingte Grenzen (bzw. Frequenzabnahmen) auf. Sie werden auf S. 103 näher behandelt. *Utricularia neglecta* und *Nitellopsis obtusa* weisen im Gebiet sowohl Aussen- wie Innengrenzen auf, die wasserchemisch bedingt zu sein scheinen.

## IV. Ubiquisten, die im Gebiet keine wasserchemisch bedingten Grenzen aufzeigen:

Potamogeton perfoliatus	R. reptans (tb)	Drepanocladus aduncus
Scirpus acicularis (tb)	Crassula aquatica (tb)	coll.
Ceratoph. demersum (t)	Limosella aquatica (t)	
Ranunculus circinatus (III)		Chara fragilis

*Ranunculus circinatus* schliesst sich recht nahe der Gruppe III an, kommt aber noch im äussersten Teil des Svartån vor. Die Zwergamphiphyten und *Ceratophyllum* sind aus topographischen (t) und biotischen (b) Ursachen ±



selten im äusseren Teil des Gebietes, weshalb es schwer zu beurteilen ist ob die Frequenzabnahme daneben auch salinitätsbedingt ist.

*Vertikale Grenzen.* Als *Submergenz* und *Emergenz* ist die Tatsache seit langem bekannt, dass der Lebensbereich der Organismen in gewissen Teilen ihres Verbreitungsgebietes auf tiefer bzw. höher gelegene Tiefenstufen als normal beschränkt ist. Eine salinitätsbedingte Submergenz und Emergenz kommt besonders in solchen Gebieten vor, wo Wasserschichten verschiedener Salinität  $\pm$  unvermischt übereinander gelagert sind. Dieses ist besonders dort der Fall, wo Strömungen und Gegenströmungen einwirken. Der Einfluss dieses Faktors ist natürlich in Gebieten mit stärkerem Salinitätsunterschied deutlicher sichtbar als in der inneren Ostsee mit ihren unbedeutenden Salinitätsschwankungen. Über die recht vielen diesbezüglichen Beobachtungen im Gebiet zwischen der Nordsee und der Ostsee hat BRATTSTRÖM (1941, S. 260) eine Übersicht zusammengestellt. Aus der eigentlichen Ostsee liegen in dieser Hinsicht nur zerstreute Beobachtungen vor, z. B. von WÆRN (1948, S. 253; 1950, S. 29) über *Fucus vesiculosus*.

Im Untersuchungsgebiet wird das Wasser in der Stufe der höheren Wasservegetation (0—7 m) an den meisten Standorten während der Vegetationsperiode so stark durchmischt, dass nennenswerte vertikale Salinitätsunterschiede innerhalb dieser Stufe nicht vorkommen. Nur an der KZ—PW-Schwelle bei Ekenäs kann eine auf die Verbreitung der Pflanzen offenbar einwirkende vertikale Salinitätsabstufung vorkommen (vgl. WITTING 1914, Taf. II; HALME 1944, S. 28—31 u. 37: Stat. VII). Der auswärts gerichtete Oberflächenstrom ruft einen Gegenstrom von salzigerem Tiefenwasser hervor, der infolge topographischer Umstände im seichten untersuchten Teil von KZ und im äussersten PW in die Stufe der höheren Wasservegetation hinaufgezwungen wird um wieder weiter einwärts in PW in grössere Tiefen hinabzusinken. *Dieser Gegenstrom verhindert offenbar die Besiedlung der Stufe ausserhalb der Röhrichte mit oligohalinen Arten.*

Während des Winterhalbjahres tritt dagegen unter dem Eise eine ausgeprägte Schichtung des Wassers ein. *Die Mündung des Svartån wird dann tatsächlich nach Tvärminne (oder dem Eisrand) verlegt.* Die meisten Arten sind ja zu dieser Jahreszeit für äussere Einflüsse recht unempfindlich, was aber nicht für die in unveränderter Gestalt überwintrenden Arten gilt. Unter diesen meiden *Zostera marina* und *Ruppia spiralis* in auffallender Weise die Süsswasserstufe. *R. spiralis* steigt etwas höher hinauf, ist aber dann fast stets an solchen Stellen zu finden wo z. B. seichte Schwellen in den Sunden zwischen Inseln den salzigeren Bodenstrom<sup>1</sup> über sich hinaufzwingen und wo sich die Süsswasser-

<sup>1</sup> Gegenstrom des auswärts gerichteten Stromes, auch Wasserstandsschwankungsströmungen.



schicht deshalb vermutlich nicht bis zum Boden der Schwelle verdicken kann. Nähere Daten können in dieser Frage noch nicht gegeben werden, Untersuchungen sind jedoch im Gang.

Hier muss aber auch erwähnt werden, dass die im Gebiet wahrnehmbare Submergenz und Emergenz auch durch *biotische Umstände* (Konkurrenz, vorwiegend seitens *Fucus* und anderer Algen) sowie — in Bezug auf die Pleustophyten — durch den *Wasserströmungsfaktor* bedingt sein kann.

Tab. 10. Submergenz beim Einwärtsgehen. Ein Strich bedeutet in allen Submergenz- und Emergenztabelle, dass die Art nicht im betreffenden Abschnitt angetroffen wurde.

	Obere Tiefengrenze					
	AKa	AS	ISe	Vit-sand	KZ	PW
<i>Zostera marina</i> .....		(1,0) 1,8	—	—	—	—
<i>Ruppia spiralis</i> .....	(0,2)	(0,3)	—	—	—	—
<i>Zannichellia pedunculata</i> .....		0,2	0,25	1,5	1,8	—
<i>Tolypella nidifica</i> .....	0,1	0,1	0,1		0,7	1,8

I. *Submergenz beim Einwärtsgehen* (Tab. 10). *Zostera* und *Ruppia spiralis* zeigen innerhalb des Untersuchungsgebietes keine ausgeprägte Submergenz, im Vergleich mit dem Vorkommen in salzigerem Wasser anderer Gebiete tritt aber hier, an der äussersten salinitätsbedingten Grenze, eine recht deutliche Submergenz ein. In Bezug auf *Ruppia* ist die Submergenz schwer zahlenmässig auszudrücken, da die Art in zirkulierendem Wasser recht hoch hinaufdringt. Die Hauptstufe der Art liegt aber unterhalb 0,5 (—0,7) m. *Zannichellia pedunculata* und *Tolypella* dringen in etwas grösserer Tiefe ansehnlich weiter einwärts als im Oberflächenwasser, was sich nicht völlig durch biotische und topographische Umstände erklären lässt. Eine salinitätsbedingte Submergenz scheint also bei allen 4 Arten vorzukommen.

Tab. 11. Emergenz beim Einwärtsgehen.

	Untere Tiefengrenze						
	AKa	AS	AKi	ISb	ISe	KZ	PW
<i>Potamogeton filiformis</i> .....	2,0	1,4	1,2	0,74	0,6	0,5	—
<i>Ranunculus obtusiflorus</i> .....	3,0	3,0	3,0	2,0	2,0	1,2	—
<i>Chara aspera</i> .....	4,8	4,0	3,0			2,5	1,7

II. *Emergenz beim Einwärtsgehen* (Tab. 11). Diese Emergenz kann nicht salinitätsbedingt sein. In den äusseren Teilen des Gebietes tragen Konkurrenz- und Expositionsstände zur Verschiebung der Tiefengrenzen bei. Alle 3

Arten gehören zu denen, die im elektrolytenarmen Urgesteins-Süsswasser Finnlands völlig oder grösstenteils (*P. filiformis*) fehlen. An ihren Innengrenzen im Gebiet zeigen sie *eine auffallende Vorliebe für zirkulierendes Wasser*, was hier die Emergenz bedingen dürfte. Die wasserchemischen Ansprüche der Arten werden auf S. 103 behandelt.

Tab. 12. Emergenz beim Auswärtsgehen. V = Vitsand, T = Trollböle, E = Ekenäs, Bj = Björknäs, Ba = Baggbj, Å = Åminne. Näheres im Text.

		Untere Tiefengrenze									
		AKa	AS	ISb	ISe	V	T	E	Bj	Ba	Å
Cladophora aegagropila	s	—	—	—	—	2,0	4,2		6,4		
Sparganium simplex	s	—	—	—	—	—	0,8			1,5	2,6
Potamogeton panormitanus	k	0,3	1,0	0,77			3,9		4,1		
P. natans	s	0,2	—	—	—	—	—	—			1,75
P. nitens	s	—	—	—	—	0,2	0,4			2,1	
Scirpus acicularis	k	0,3	0,5	0,7	0,5		2,1			2,6	
Nymphaea alba ssp. can- dida	ske	—	—	—	—	—	1,5			1,95	
Nuphar luteum	s	—	—	—	—	—	1,0				2,7
Ceratophyllum demersum	kr	—	—	1,5			3,3		7,0		
Ranunculus reptans	k	0,3			0,5		0,7			1,2	
Myriophyllum verticillatum	s	(0,1)	—	—	—	—	1,0			2,0	
M. alterniflorum	s	—	—	—	—	—	1,0			3,1	
Utricularia vulgaris	s	—	—	—	—	—	1,0			2,0	
U. neglecta	sr	—	—	—	—	—	1,1			2,2	
U. intermedia	s	—	—	—	—	—	0,3				1,0
U. minor	s	—	—	—	—	—	0,5			2,0	
Littorella uniflora	s	—	—	—	—	0,6	1,05	1,5	2,3		
Isoetes lacustris	s	—	—	—		0,5	1,0		2,6		

III. Emergenz beim Auswärtsgehen (Tab. 12). Keineswegs alle hier erwähnten Emergenz-Fälle sind salinitätsbedingt. 4 von den Arten weisen im Gebiet keine salinitätsbedingte Grenze auf (*Potamogeton panormitanus*, *Scirpus acicularis*, *Ceratophyllum demersum*, *Ranunculus reptans*), ihre Emergenz scheint teils durch Konkurrenz (k) seitens der Algen, spez. pleustonischen *Fucus*, teils durch ungünstige Expositionsfaktoren bedingt zu sein. Für zwei Pleustophyten (*Ceratophyllum*, *Utricularia neglecta*) spielen Stromverhältnisse (r) in KZ in Bezug auf die untere Tiefengrenze eine Rolle, für *Nymphaea* in KZ wohl Expositions- (e) und Konkurrenzverhältnisse (zu dichte Röhrliche). In Bezug auf die 2 letzterwähnten Arten scheint die Emergenz aber gleichzeitig salinitätsbedingt (s) zu sein. Die Emergenz aller übrigen 12 Arten ist ebenfalls salinitätsbedingt. Diese Arten erreichen alle ihre äussere Salinitätsgrenze im Vitsandssund oder in KZ, ihnen stehen im Emergenzgebiet in allen

übrigen Hinsichten anscheinend passende Böden auch in grösserer Tiefe zur Verfügung. Mehrere der Arten kommen an ihrer Aussengrenze nur im Einfluszbereich lokaler Süßwasserzuflüsse vor. Viele von ihnen zeigen an der Aussengrenze eine sonst nicht ebenso deutlich vorhandene Vorliebe für geschützt gelegene Standorte innerhalb ausgedehnter Röhrichte, wo die Wasserzirkulation sich nur in stark gedämpfter Form geltend macht.

Eine ähnliche Emergenz fand IVERSEN (1934, S. 20) bei *Potamogeton perfoliatus* im Ringkøbing Fjord, wo die Art nicht in der Stufe unterhalb 1 m Tiefe wuchs.

IV. *Submergenz beim Auswärtsgehen.* Abgesehen von der photisch bedingten grösseren Wuchstiefe im klareren Wasser beim Auswärtsgehen in PW ist nur die auswärts zunehmende Wuchstiefe von *Nitella flexilis* (PW 3,0 m, KZ 3,8 m) zu erwähnen, die etwas schwer kausal zu erklären ist und die dazu im äussersten KZ durch eine konkurrenz- und salinitätsbedingte Emergenz ersetzt wird.

Im Gebiet treten also neben den horizontalen auch vertikale Salinitätsgrenzen auf, wenn auch seltener. Zwischen salinitätsbedingten und durch andere Faktoren bedingten Vertikalgrenzen muss aber stets unterschieden werden.

#### *Übrige chemische Faktoren.*

*Aussüssung des Brackwassers.* HALME (1944, S. 73, 75) hat wie erwähnt (S. 32) hervorgehoben, dass das Brackwasser des Untersuchungsgebietes nicht in linearem Verhältnis aus Wasser des Meeressaumes und Süßwasser vermischt wird, sondern dass während der Vermischung viele Veränderungen eintreten<sup>1</sup>. Über die Bedeutung dieser Abweichungen ist es aber noch verfrüht Schlüsse zu ziehen.

Bei der Aussüssung des Brackwassers können zwei chemisch-aquatische Faktoren auseinandergehalten werden: erstens der abnehmende Anteil des marinen Faktors, der Salinität — der Einfluss dieses Faktors (Innengrenzen, Aussengrenzen) wurde bereits besprochen — und zweitens der zunehmende Anteil des lakustrinen Faktors, des Süßwassers, der hier besprochen werden soll.

Wie erwähnt können die wasserchemisch bedingten Innengrenzen im Gebiet in zwei Gruppen eingeteilt werden. Die obligaten Halophyten (Gruppe

<sup>1</sup> Nach HALME (a. a. O.) hätte REDEKE das Brackwasser als »nur verdünntes Meerwasser« definiert. In der Tat sagt REDEKE (1933, S. 46), dass Brackwasser in seiner Fassung nur an der Meeresküste vorkommen kann — im Gegensatz zu den von ihm ausgeschlossenen salzhaltigen Binnengewässern. Über die Frage der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung des ausgesüßten Brackwassers äussert er sich aber (S. 51) in gewissermassen ähnlicher Weise wie HALME.

II auf S. 98) weisen eine salinitätsbedingte Grenze auf. Die andere Gruppe, deren Arten auch in süßem Wasser vorkommen können, scheint *durch den Süßwasserkomponenten bedingte Grenzen* — oder Frequenzabnahmen — zu haben. Hierher gehören:

Potamogeton filiformis	Ranunculus circinatus	Nitellopsis obtusa
P. pectinatus	R. confervoides	Chara Braunii
P. panormitanus	(R. obtusiflorus)	Ch. tomentosa
Zannichellia repens	Callitriche autumnalis	Ch. aspera
(Z. major)	Myriophyllum spicatum	
Najas marina	Utricularia neglecta	

Die Grenze zwischen dieser Gruppe und den obligaten Halophyten ist nicht ganz scharf, so nehmen *Zannichellia major* und *Ranunculus obtusiflorus* eine vermittelnde Zwischenstellung ein (vgl. S. 98).

Die folgenden Arten dieser Gruppe erreichen beim Einwärtsgehen schon ausserhalb des eigentlichen Flussmündungsgebietes ihre Innengrenze:

Potamogeton filiformis	Najas marina	Chara tomentosa
(Zannichellia major)	(Ranunculus obtusiflorus)	

Für alle diese Arten sind in übrigen Hinsichten anscheinend passende Standorte innerhalb der Verbreitungsgrenzen jedenfalls in so grosser Zahl vorhanden, dass sie den Schluss gestatten, dass diese Grenzen wenigstens vorwiegend wasserchemisch bedingt sein müssen.

Die übrigen Arten erreichen ihre Innengrenzen erst in dem Flussmündungsgebiet (*Chara Braunii* kommt nur dort vor), jedoch oft mit einwärts schon vorher deutlich abnehmender Frequenz. Nur *Ranunculus circinatus* dringt etwas in die Svartå-Mündung hinein, im übrigen aber fehlen alle Arten der jetzigen Kenntnis nach in den sich in PW ergiessenden Gewässern — die freilich nicht auf ihre höhere Wasservegetation näher untersucht wurden.

Wie bereits HARALD LINDBERG (1911, S. 35—36) in Bezug auf die meisten dieser Arten erwähnt hat, sind sie in Finnland gänzlich oder hauptsächlich an die Ostseeküsten gebunden.

In süßem Wasser treten die Arten regelmässiger nur in Sedimentgesteinsgebieten auf. Sie sind alle in süßem Wasser *ausgeprägt alkaliphil*, teilweise wurden sie als kalziphil bezeichnet. In den Urgesteinsgebieten (archaischen Gebieten) Fennoskandiens sind die meisten von ihnen in süßem Wasser äusserst selten, hauptsächlich kommen sie dort in Gebieten mit basischen Gesteinen vor. Subfossilfunde zeigen aber, dass einige von ihnen früher in Finnland recht weit verbreitet waren (vgl. z. B. HARALD LINDBERG 1916, S. 7; SAMUELSSON 1934, S. 33; BACKMAN 1941). Ihre jetzige grosse Seltenheit (bzw. ihr Fehlen) in Binnenfinnland kann also nicht durch Verbreitungs-



schwierigkeiten erklärt werden, sondern scheint durch eine *Standortsverschlechterung* bedingt zu sein und entspricht demgemäss den Standortsforderungen der Arten (vgl. SAMUELSSON a.a.O.).

DU RIETZ (1932, S. 100), der den ökologischen Vikarismus zwischen Meeressalz und Kalkgestein in Bezug auf Landpflanzen behandelt hat, ist der Ansicht, dass hierbei wahrscheinlich ein Alkalinitätsproblem vorliegt. Nach ihm (S. 104) lassen sich die hygrohalinen Arten auf direkt halophile und »subneutrophile« Arten — die also nur von der neutralisierenden Wirkung des Meereswassers abhängig wären — verteilen. EKLUND (1946, S. 177) erwähnt die nichthalophilen »Meeres- und Meeresuferpflanzen« als von »besonderen biologischen Faktoren (u. a. von pH-, Elektrolyten- und Konkurrenzverhältnissen) der marinen Region begünstigt«, ohne aber »auf die mutmasslichen Ursachen dieser Erscheinung des näheren einzugehen« (S. 185).

Jedenfalls scheint die alkalische Reaktion wie erwähnt für diese Arten von grosser Bedeutung zu sein. Da aber das Oberflächenwasser das ganze Gebiet hindurch alkalisch (mit zeitweiser Ausnahme des innersten Flussmündungsgebietes) und verhältnismässig geringen horizontalen und zeitlichen Schwankungen unterworfen ist so ist es kaum denkbar, dass die weiter auswärts in PW—KZ verlaufenden Innengrenzen von *Potamogeton filiformis*, *Najas marina* und *Chara tomentosa* durch pH-Veränderungen verursacht sein könnten. Wäre dieses der Fall so wäre es auch zu erwarten, dass *P. filiformis* weiter einwärts vordringen würde als der nach IVERSEN (1929, S. 298; 1936, S. 106) extrem alkaliphile *P. pectinatus*. In süssem Wasser tritt auch *P. filiformis* in Finnland bedeutend öfter als der dort äusserst seltene *P. pectinatus* auf. Sowohl in meinem Untersuchungsgebiet wie in der Kotka-Gegend (ULVINEN 1937, S. 59, 60) dringt aber *P. pectinatus* weiter als *P. filiformis* gegen das Süsswasser vor. Die pH-Verhältnisse dürften also in Bezug auf die hier behandelten Arten im Gebiet kaum eine artenverteilende Einwirkung ausüben (vgl. LOHAMMAR 1938, S. 215).

Die Innengrenzen dieser 3 Arten sowie die im innersten PW verlaufenden Grenzen der anderen Arten dieser Gruppe müssen wohl durch den Elektrolytengehalt des ausgesüssten Wassers bedingt sein. Es ist nicht anzunehmen, dass hierbei der Gesamtelektrolytengehalt von ausschlaggebender Bedeutung wäre, weil er wenigstens um die weiter auswärts gelegenen 3 Grenzen herum nicht nennenswert wechseln dürfte (vgl. LOHAMMAR 1938, S. 214). Welche Elektrolytenfaktoren hier bestimmend einwirken lässt sich noch nicht beurteilen, nicht zum mindesten weil wir nicht wissen wie weit zu diesem Faktorenkomplex gehörende Faktoren einander kompensieren können (z. B. BRENNER 1930, S. 91). Wir können nur feststellen, dass die Innengrenzen der Arten dieser Gruppe durch Aussüssung des Brackwassers mit den Arten nicht zusagendem fennoskandischem Urgesteinswasser bedingt zu sein scheinen,

wobei die pH-Verhältnisse und der Gesamtelektrolytengehalt nicht von ausschlaggebender Bedeutung sein dürften.

Wasserchemisch bedingt muss auch das völlige Fehlen im Untersuchungsgebiet von *Lobelia Dortmanna* (und *Fontinalis dalecarlica*?) sein. Beide Arten kommen in unmittelbarer Nähe von PW in den sich in die Wiek ergiessenden süssen Gewässern vor, sie wurden aber in der Wiek vergebens gesucht. Die Arten werden beide als azidophil bezeichnet (z. B. IVERSEN 1929, S. 298), *Lobelia* auch als kalkscheu (SAMUELSSON 1934, S. 130). In Bezug auf diese Arten kann die alkalische Reaktion das Fehlen bedingen, das Material ist jedoch zu klein um sichere Schlüsse zu erlauben.

Die übrigen wasserchemischen Standortsfaktoren dürften im Gebiet wie erwähnt (S. 66) kaum von artverteilender Bedeutung sein.

Eine wasserchemisch bedingte Erscheinung muss noch besprochen werden: *die an den Innengrenzen einiger Arten auftretende Vorliebe für exponierte Standorte.*

Es wurde bereits auf S. 83 erwähnt, dass die bei Brackwasserarten im Gebiet vorhandene Bevorzugung stromexponierter Standorte eine Folgeerscheinung der Salinitätsansprüche ist. Deutlich tritt diese Tatsache bei *Zostera marina*, *Ruppia spiralis*, *Zannichellia major*, *Ranunculus obtusiflorus* und gewissermassen bei *Chara baltica* auf. Die beiden ersterwähnten Arten kommen in Gebieten mit salzigerem Wasser auch in völlig ruhigen Lagen und auf Gytjtjåböden vor. Im Untersuchungsgebiet sind sie in auffallender Weise auf Standorte mit zirkulierendem Wasser und Sandboden konzentriert, was besonders stark an der inneren, salinitätsbedingten Grenze merkbar ist. Gleichartig verhalten sich im Untersuchungsgebiet auch die 3 übrigen Arten, in Bezug auf sie stehen aber sichere Vergleichsdaten aus anderen Gebieten nicht zu Verfügung.

Auch an einigen der durch Aussüssung mit Urgesteinswasser bedingten Innengrenzen ist diese Erscheinung sichtbar. So treten *Potamogeton pectinatus* und *Chara aspera* in PW im Seichtwasser nur auf  $\pm$  wellenexponierten Standorten auf während sie weiter auswärts auch in völlig ruhiger Lage wachsen. Konkurrenzfragen alleine können diese Erscheinung nicht befriedigend erklären. Hier ist auch das Auftreten von *Ranunculus circinatus* im strömenden Wasser des äussersten Teiles von Svartån zu nennen. Die Art ist sonst nicht aus Süsswasser auf dem Festlande Finnlands bekannt.

Die bei diesen Arten deutlich wahrnehmbare Vorliebe für zirkulierendes Wasser zeigt deutlich an, dass diese Innengrenzen wasserchemisch bedingt sind. Während das an ruhigen Standorten den Arten für ihre Elektrolytenaufnahme zu Verfügung stehende Wasservolumen verhältnismässig klein ist, wächst es an exponierten Standorten infolge der regen Wasserzirkulation

beträchtlich und erleichtert also den Pflanzen die Versorgung mit in geringer Menge vorhandenen unentbehrlichen Nährstoffen.

Bei den Landpflanzen finden wir eine Parallelerscheinung z. B. in der Vorliebe eutropher Moor-, Bruchwald- und Hainpflanzen für Quellenstandorte und Standorte mit strömendem Grundwasser (vgl. z. B. BRENNER 1930, S. 91; KOTILAINEN 1945, S. 165).

Wir finden, dass die Arten, die an ihren Innengrenzen exponierte Lagen »aufsuchen« einen hohen Elektrolytengehalt des Wassers benötigen (Salzgehalt, Kalkgehalt). Dagegen meiden sehr viele der Aussengrenzen aufzeigenden Süsswasserarten im Gebiet elektrolytenreicheres und zirkulierendes Wasser, was wohl meistens durch ihre Halophobie bedingt ist.

Eine auffallende Ausnahme bildet aber *Butomus umbellatus*, der an seinen äussersten Fundorten als gänzlich untergetaucht an recht stark exponierten Standorten vorkommt. Dieses Auftreten erinnert stark an das in Flüssen, wo die Art ja auch als gänzlich untergetaucht vorkommt. Das bewegliche Wasser kompensiert an diesen Standorten der eutrophen Art wohl die Nahrungsarmut des Bodens (vgl. IVERSEN 1929, S. 302).

### Edaphische Faktoren.

Wie bereits erwähnt werden hier nur die Faktoren des Bodens als edaphisch aufgefasst, nicht die Wasserfaktoren (aquatische Faktoren).

Die in Tab. 13 gegebene Übersicht der relativen Frequenz der höheren Wasserpflanzen auf den wichtigsten Bodenarten ist recht stark verallgemeinert, in Bezug auf nähere Daten wird auf den speziellen Teil verwiesen. Da alle Bodenarten nicht gleichmässig über das ganze Gebiet vorkommen, müssen die Angaben für Arten mit beschränkter Verbreitung mit denen der Tab. 6 (S. 58) über den prozentuellen Anteil der Bodenarten in den verschiedenen Schärenzonen verglichen werden.

Bei der Beurteilung der Verteilung nach Bodenart müssen wir primär und sekundär edaphische Faktoren auseinanderhalten. Sekundär edaphische Faktoren sind die durch das Verhalten zu Exposition und Konkurrenz primär bedingten. Dem Wellengangsfaktor kommt ja bei der Verteilung der Bodenarten eine grosse Bedeutung zu. So fehlen z. B. Gytjaböden fast völlig in der Wellenerosion ausgesetzten Stufe. Eine ausgesprochene Vorliebe für Gytjaböden kann deshalb einfach durch den Expositionsfaktor bedingt sein: die Art fordert eine geschützte Lage, wo eine solche vorhanden ist besteht der Boden gleichzeitig aus Gytjtja. Der Konkurrenzfaktor wirkt dagegen gewissermassen in entgegengesetzter Weise. Auf Gytjaböden ist die üppigste höhere Wasservegetation entwickelt. In Konkurrenz Hinsicht schwächere



Arten können deshalb diese Böden meiden und eine biotisch bedingte Konzentration auf mineralischen Böden aufzeigen.

Da also die Reaktionen auf die Expositions- und Konkurrenzfaktoren einerseits und den Bodenfaktor andererseits gewissermassen parallel verlaufen kann es oft schwer sein zu entscheiden ob nur ein Faktor bedingend einwirkt, oder ob die Reaktion eine Summe der Einwirkungen der verschiedenen Faktoren darstellt. Die Verhältnisse wechseln im Gebiet jedoch meistens so stark, dass es in Bezug auf die meisten Arten klargelegt werden kann, dass die Verteilung nach Bodenart in hohem Masse eine sekundäre Folgeerscheinung der Einstellung dem Expositionsfaktor und dem Konkurrenzfaktor gegenüber ist (vgl. VAARAMA 1938, S. 222; MARISTO 1941, S. 210). In Bezug auf die Pleustophyten trifft dieses selbstverständlich immer zu. Bei mehreren Rhizophyten, besonders eutrophen Arten, scheint jedoch noch nach Ausschaltung der mutmasslichen Einwirkungen anderer Faktoren eine Vorliebe für Gytjtjeböden oder/und feinkörnige mineralische Böden vorhanden zu sein.

#### *Physikalische Faktoren.*

Unter den Expositionsfaktoren wurde nur die direkte Einwirkung dieser Faktoren auf die Pflanze selbst besprochen, nicht die indirekte, durch die Einwirkung auf ihren Standboden bedingte.

Vom Wellengang in Bewegung gehaltener Boden eignet sich nicht — oder nur sehr schlecht — als Wuchssubstrat für die höheren Wasserpflanzen. Deshalb setzt die Beweglichkeit der Sandböden z. B. in AKA eine Grenze für das Vorkommen von Arten, die an härteren,  $\pm$  unbeweglichen Böden (Stein, Stein-Sand) bei entsprechend starkem Wellenschlag vorkommen können. Grössere Lückengebiete ruft diese Erscheinung von AKi abgesehen jedoch nicht hervor, da zwischen den stark exponierten Abschnitten stets andere, weniger exponierte vorkommen.

Lückengebiete sind dagegen in wellenexponierten Tongebieten sichtbar, am deutlichsten am Ostufer von PW zwischen Bagby und Sjöäng. Hier sind fast nur Tonböden vorhanden, die in Ufernähe oft des sonst meistens vorhandenen Steinpflasters entbehren. Bei Wellengang wird hier die oberste Tonschicht zu einer Trübung des Wassers aufgewühlt und bei ruhigem Wetter setzt sich der niedersinkende Tonbelag den Pflanzen als eine erwürgende Oberflächenschicht an. Nach Ausschaltung übriger einwirkender Faktoren ist dieser »Tonerwürgungsfaktor« als Lückengebiete hervorrufend bei den folgenden Arten sichtbar (S. 110):



Tab. 13. Die relative Frequenz der höheren Wasserpflanzen auf Böden verschiedener zusagender Boden, + = zusagender Boden (Vorkommen)

	Stein- Grus (-Sand)	Sand	(Sand-) Schluff	Ton	Ton- Gyttja	Gyttja	Humus- Gyttja
<i>Sparganium minimum</i> .....		+		+	+	!	!
<i>Sp. simplex</i> .....		+	+	+	+	!	!
<i>Zostera marina</i> .....	(+)	!	+	(+)			
<i>Potamogeton filiformis</i> .....	!	!		+	+	+	
<i>P. pectinatus</i> .....	(!)	!	+	+	!	!	(+)
<i>P. panormitanus</i> .....		+	+	+	!	!	
<i>P. obtusifolius</i> .....					+	!	+
<i>P. pusillus</i> .....				+	+	+	+
<i>P. alpinus</i> .....				+		+	+
<i>P. natans</i> .....				+	+	+	+
<i>P. gramineus</i> .....	(+)	+	(+)	+			
<i>P. nitens</i> .....	!	+		!	+	(+)	
<i>P. praelongus</i> .....		(+)	(+)	+	+	+	
<i>P. perfoliatus</i> .....	+		+	!	!	!	+
<i>Ruppia rostellata</i> .....		(+)			+	!	
<i>R. brachypus</i> .....		!		(+)	(+)	!	
<i>R. spiralis</i> .....	+	!	+	(+)	(+)	(+)	
<i>Zannichellia repens</i> .....	!	!	(+)	+	!	!	
<i>Z. pedunculata</i> .....	(+)	(+)	(+)		(+)	+	
<i>Z. major</i> .....	!	!	+				
<i>Najas marina</i> .....		+	(+)	+	!	!	
<i>Alisma Plantago-aquatica</i> .....	(+)	(+)	+	+	!	+	+
<i>Sagittaria sagittifolia</i> .....		+	+	+	!	!	+
<i>Butomus umbellatus</i> .....	+	+	(+)	+	!	!	+
<i>Elodea canadensis</i> .....				(+)	+	!	+
<i>Hydrocharis Morsus-ranae</i> .....					+	+	!
<i>Scirpus parvulus</i> .....		(!)	+	!	+	+	
<i>Sc. acicularis</i> .....	(+)	+	+	!	!	+	+
<i>Lemna trisulca</i> .....				(+)	+	!	+
<i>L. minor</i> .....		(+)		(+)	+	+	+
<i>Juncus bulbosus</i> .....					+	+	+
<i>Polygonum amphibium</i> .....	(+)	(+)	(+)	+	!	+	+
<i>Nymphaea alba</i> .....		(+)	(+)	+	(!)	!	(!)
<i>Nuphar luteum</i> .....		+	+	+	!	!	+
<i>Ceratophyllum demersum</i> .....	(+)	(+)	(+)	+	+	!	+
<i>Ranunculus circinatus</i> .....		(+)	(+)	+	+	!	+
<i>R. confervoides</i> .....		(+)	(+)	+	+	+	
<i>R. sp. (trichophyllus ?)</i> .....					+	+	
<i>R. obtusiflorus</i> .....	!	!	+	+	+	+	
<i>R. reptans</i> .....	+	+	(+)	!	!	+	(+)

Art. ! = Hauptfrequenz der Art (bzw. Charakterart des Bodens), (!) stellenweise gut in normaler Gestalt), (+) = zufälliges Vorkommen.

	Stein- Grus (-Sand)	Sand	(Sand- Schluff	Ton	Ton- Gyttja	Gyttja	Humus- Gyttja
<i>Subularia aquatica</i> .....	(+)	(+)	(+)	+	!	+	
<i>Crassula aquatica</i> .....		(+)		+	!	+	+
<i>Callitriche verna</i> .....		(+)	(+)	+	!	!	+
<i>C. polymorpha</i> .....		(+)	(+)	(+)	+	+	(+)
<i>C. autumnalis</i> .....	(+)	+	+	+	+	!	
<i>Elatine Hydropiper</i> .....		(+)	+	+	(!)	!	+
<i>E. triandra</i> .....		(+)	+	+	!	!	+
<i>Myriophyllum verticillatum</i> .....			(+)	(+)	!	!	!
<i>M. spicatum</i> .....	+	+	+	+	+	!	+
<i>M. alterniflorum</i> .....	+	+	+	+	+	+	(+)
<i>Hippuris vulgaris</i> (submers) .....					+	!	+
<i>Limosella aquatica</i> .....		+	+	+	(!)	!	
<i>Utricularia vulgaris</i> .....			(+)	(+)	+	+	!
<i>U. neglecta</i> .....			(+)		+	!	
<i>U. intermedia</i> .....					+	+	!
<i>U. minor</i> .....			(+)		+	+	+
<i>Littorella uniflora</i> .....	(+)	+	+	+	+	+	
<i>Isoëtes lacustris</i> .....	(+)	+	(+)	!	+	+	
<i>I. echinospora</i> .....	(+)	+	+	!	(!)		
<i>Fontinalis antipyretica</i> .....		(+)	+	+	+	!	+
<i>F. hypnoides</i> .....			+	(+)	+	+	+
<i>Rhynchostegium riparioides</i> .....				+	(+)	+	
<i>Calliergon megalophyllum</i> .....			(+)		+	+	!
<i>Drepanocladus aduncus</i> coll. ....			(+)	+	+	!	+
<i>D. capillifolius</i> .....			(+)	+	+	!	+
<i>D. Sendtneri</i> .....			(+)	(+)	+	!	!
<i>D. tundrae</i> .....					(+)	(+)	!
<i>D. procerus</i> .....				(+)	+	+	!
<i>D. trichophyllum</i> .....					+	+	!
<i>Nitella flexilis</i> .....			(+)	+	+	!	(+)
<i>N. Wahlbergiana</i> .....	(+)	+	+	(+)		+	(+)
<i>N. Nordstedtiana</i> .....		(+)	+	+	!	(+)	
<i>Tolypella nidifica</i> .....	+	!	+	+	+	+	
<i>Nitellopsis obtusa</i> .....				(+)	+	!	(+)
<i>Chara Braunii</i> .....		+	+				(+)
<i>Ch. canescens</i> .....	(+)	+	+	+	(+)	+	
<i>Ch. tomentosa</i> .....		+	+	+	+		
<i>Ch. baltica</i> .....	+	!	+			+	
<i>Ch. aspera</i> .....	!	!	+	+	+	(!)	
<i>Ch. fragilis</i> .....	(+)	+	+	+	!	!	+

Potamogeton praelongus	Ranunculus circinatus	Fontinalis antipyretica
Elodea canadensis	Myriophyllum spicatum	Drepanocl. aduncus coll.
Lemna trisulca	M. alterniflorum	
Nymphaea alba	Limosella aquatica	Nitella flexilis
Nuphar luteum	Littorella uniflora	Chara fragilis
Ceratophyllum demersum		Cladophora aegagropila

Von *Elodea* und *Lemna trisulca* abgesehen meiden diese Arten sonst nicht deutlich Tonböden. Wo solche Böden infolge der Wasserströmungen frei von nennenswertem niedersinkenden Tonbelag sind und ihre übrigen Standortsansprüche erfüllt werden sind diese Arten auch oft zu finden.

Von den Eiserosion ausgesetzten Böden sagen die weniger beweglichen, harten Böden (z. B. Ton mit Steinpflaster) den mit vegetativen Überwintungsorganen überwinterten Arten deutlich besser zu als die losen, stark beweglichen Böden (vgl. auch LOHAMMAR 1938, S. 231).

### *Chemische Faktoren.*

Es dürfte nunmehr recht allgemein anerkannt sein, dass »die mit Wurzeln ausgestatteten Hydrophyten die Nährsalze hauptsächlich aus dem Boden beziehen« (LOHAMMAR 1938, S. 201, dort ausführliche Literaturübersicht). PEARSALL (1920, S. 182) ist der Ansicht, dass »the evidence presented here points definitely to edaphic conditions as being the fundamental habitat factor in the distribution of submerged vegetation«. Auch LOHAMMAR (1938, S. 204) misst dem Nährsalzvorrat des Bodens als artverteilender Faktor in Bezug auf viele Wasserpflanzen eine entscheidende Bedeutung zu, ebenso MISRA (1938, S. 438).

Unter den aquatischen Faktoren wurde oben gezeigt, welche entscheidende Bedeutung im Gebiet der Wasserchemie in Bezug auf die Verbreitung der meisten Arten beigemessen werden muss. Nur die Arten mit ubiquitärer Verbreitung zeigen hier keine wasserchemischen Grenzen auf. Wie erwähnt decken sich dazu im Gebiet die Reaktionen auf die Expositionsfaktoren, den Konkurrenzfaktor und den chemisch-edaphischen Faktor weitgehend, wodurch die Bedeutung dieser Einzelfaktoren oft verwischt wird. *Keine völlig sicheren Belege einer primär bodenchemisch bedingten Verbreitung können deshalb bei den untersuchten Arten auf Grund des vorliegenden Materiales festgestellt werden*, dagegen zeigen viele Arten ein üppigeres Gedeihen auf den ihnen optimal zusagenden Böden. Deutlicher als bei den Hydrophyten tritt der wohl bodenchemisch bedingte Üppigkeitsunterschied bei *Phragmites* zu Tage. Während die Röhrichte auf Gytjaböden schwer durchdringliche Dickichte frei von jeglicher Beimischung von Hydrophyten ausbilden können sind die Rohrbestände auf Ton leicht und beherbergen nicht selten Hydrophyten.

Das die Vegetationsorgane umspülende Wasser scheint hier in den Verbreitungsgebieten der Arten als Regel die für ihre Existenz nötigen Nährstoffe zu enthalten. Die obligaten Pleustophyten sind natürlich völlig auf diese Nahrungsquelle angewiesen (ausser *Utricularia*), in recht hohem Grade auch die teilweise pleustonisch lebenden Arten (z. B. *Elodea*, *Ranunculus circinatus*), insgesamt also die von LOHAMMAR (1938, S. 211) als *Hydrotrophen* bezeichneten Arten. Auch viele der stärker eingewurzelten Arten besitzen frei in das Wasser hinausragende Wurzeln.

In Bezug auf die stärker eingewurzelten Hydrophyten müsste das Grundwasser der Rhizosphäre näher untersucht werden, was wohl bisher kaum geschah. Viele der Hydrorhizophyten haben sehr oberflächlich gelegene Rhizosphären (vgl. MURÉN 1934, S. 48), weshalb es angenommen werden kann, dass das ihre Wurzeln umgebende Wasser als Regel recht wenig in seiner Zusammensetzung vom überlagernden freien Wasser abweicht. Jedenfalls dürfte dieses auf Sandboden der Fall sein, wo ausnahmsweise im Gebiet sogar einige eutrophe Arten gedeihen können — falls nur die auf diesem Boden meistens ungünstigen Expositionsfaktoren es gestatten.

Während einige der euryedaphischen Arten auf verschiedenen Böden in fast identischer Gestalt auftreten (z. B. *Potamogeton perfoliatus*) zeigen andere in ihrem Wuchs deutlich an, dass sie auf nahrungsreicheren Böden von diesen einen Nahrungszuschuss bekommen (z. B. *Littorella*, *Isoëtes lacustris*; vgl. die Ergebnisse der Kulturen auf verschiedenen Substraten, z. B. POND 1905, S. 493; VOUK & BENZINGER 1929, S. 69). Für Vergleiche dieser Art eignen sich im Gebiet nur solche Rhizophyten, die sich dem Wellengangsfaktor gegenüber indifferent verhalten, da sonst ja die etwa auftretenden Unterschiede durch diesen Faktor bedingt sein können. Hierdurch scheiden leider die meisten Eutrophen — die ja meistens wellenscheu sind — aus der Betrachtung aus, viele von ihnen scheinen aber wie erwähnt auf feinkörnigen, nahrungsreichen Böden etwas besser zu gedeihen. *Vergleichende Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der höheren Wasserpflanzen an ihren natürlichen Standorten müssten stets die gesamte Biologie der Arten beachten.*

Das oben gesagte bezieht sich vorwiegend auf die Verhältnisse im Untersuchungsbereich, also in einem stark ausgesüßten Meeresgebiet, das ein elektrolytenreiches Wasser hat. In oligotropher betonten Süßwassergebieten ist die Bedeutung des Nahrungszuschusses aus dem Boden sicherlich viel grösser. Die Rhizophyten verhalten sich vermutlich in Bezug auf Nahrungsaufnahme aus dem Boden recht verschieden, was u. a. durch ihre verschiedenartige Ausstattung mit Wurzelhaaren angedeutet wird (z. B. POND 1905, S. 509; MURÉN 1934, S. 49).



### Trophiegruppen.

Nach HALME (1944, S. 168) ist besonders PW »einem eutrophen Seetyp beizuordnen«. Dieses geht auch aus der grossen Zahl der dort, teilweise mit recht hoher Frequenz, auftretenden eutrophen höheren Wasserpflanzen hervor. Daneben finden wir aber eine Anzahl von typisch oligotrophen Arten und ein Vergleich der Verbreitungskarten der häufiger auftretenden Vertreter der beiden Gruppen zeigt, dass in PW eutroph und oligotroph betonte Gebiete abwechseln. Die eutrophen Gebiete sind in wellengeschützten, seichten Teilen gelegen, haben Gytjabadöden sowie dichte Röhrichte und zeigen ein reichliches Auftreten von u. a. *Lemna trisulca*, *Ceratophyllum demersum*, *Ranunculus circinatus* und *Myriophyllum verticillatum*. Die oligotrophen Gebiete sind an wellenexponierten Strecken (u. a. Halbinseln) mit etwas steiler abfallenden Böden gelegen, haben (Stein-)Tonböden und lichte, schmale Röhrichte. In diesen Gebieten treten besonders *Potamogeton nitens*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Littorella uniflora*, *Isoëtes lacustris* und *I. echinospora* auf.

Während die Trophietypen in der Seetypenlehre sich ja auf die gesamte Produktionsbiologie der Gewässer beziehen, vgl. z. B. THIENEMANN (1923, S. 64; 1925, S. 201), NAUMANN (1932, S. 103) und B. ÅBERG & RODHE (1942, S. 229) — freilich beschränkt sich STRØM (1946, S. 79) auf den Kreislauf von Ca und P als wichtigste Faktoren, OLSEN (1950, S. 20, 336) nur auf das Pufferungs- (und Leitungs-)Vermögen des Wassers — geht die Einteilung der höheren Wasserpflanzen in Trophiegruppen fast stets auf ihr Nährstoffbedürfnis zurück. Wie oben erwähnt wurde dürfte im Gebiet der Nährstoffzugang im Wasser sowohl an geschützten wie exponierten Standorten annähernd gleich und den meisten dieser Arten genügend sein, die Aufteilung in eutroph und oligotroph betonte Vegetationsabschnitte kann also kaum hierdurch bedingt sein, sondern ist auch durch das Verhalten der Arten zu den Expositions- und Konkurrenzfaktoren bedingt. Die erwähnten eutrophen Arten scheuen Wellenschlag, ziehen dagegen vegetationsreiche Röhrichtlichtungen vor, die erwähnten  $\pm$  oligotrophen Arten ertragen — oder fordern — Wasserzirkulation, scheuen aber dichtere Vegetation. Die Standortsanforderungen oligotropher bzw. eutropher Arten decken sich also nicht nur in Bezug auf Nahrungszugang mit den Eigenschaften der entsprechenden Seetypen, sondern auch in Bezug auf Bodenrelief und Exposition.

Im übrigen soll hier nicht näher auf die Einteilungen der höheren Wasserpflanzen in Trophiegruppen eingegangen werden. Eine Haupteinteilung in *Eurytrophen* und *Stenotrophen* scheint recht notwendig zu sein (vgl. HÅRD 1924, S. 35; THUNMARK 1931, S. 190; SAMUELSSON 1934, S. 52), da nur hierdurch die Gruppen der Stenotrophen (Oligotrophen, Eutrophen) verhältnis-

mässig einheitlich werden können. *Da die Einteilung sich nicht auf numerische Grenzdaten stützt wechselt die Skala nach dem Untersuchungsgebiet des Forschers beträchtlich.* Die Trophieskala soll jedenfalls nicht mit der pH-Skala vermischt werden, wodurch LINKOLA (1933, S. 6) u. a. *Potamogeton filiformis* als eutroph angibt. Wie SAMUELSSON (1934, S. 177) hervorhebt ist diese Art — wie einige andere das Urgesteinswasser scheuende — »alkaliphil, aber sonst kaum eutroph».

### Biotische Faktoren.

#### *Die Konkurrenz.*

Der Konkurrenzbegriff wurde in pflanzengeographischem Zusammenhang verschiedenartig aufgefasst (vgl. z. B. die Zusammenfassungen in LUMIALA 1945, S. 10 und HULKKONEN 1946, S. 2). *Hier wird unter »Konkurrenz« der am Standort durch andere Pflanzenarten ausgeübte Einfluss verstanden*, also das »gegenseitige Verhalten« der Arten im Sinne HULKKONENS (1946, S. 2, 69). LUMIALA (1945, S. 12) ist der Ansicht, dass »die gewonnenen Amplitudenwerte [anderer Standortsfaktoren] schon an sich den Einfluss der »Konkurrenz« enthalten; die Stärke ihrer Wirkung auf die ökologische Amplitude werden wir also kaum durch in der Natur angestellte Beobachtungen beurteilen können». Dieses trifft in weit höherem Masse für die Landpflanzen als für die höheren Wasserpflanzen zu, die ja oft überhaupt nicht zu geschlossenen Pflanzengesellschaften zusammentreten und bei welchen deshalb der Einfluss des Konkurrenzfaktors leichter auch in der Natur untersucht werden kann. Näher kann die Frage einer Abstufung der »Konkurrenzstärke« der Arten (»biotische Stärke« nach HULKKONEN 1946, S. 59, 72) nur in solchen Gebieten untersucht werden, wo die übrigen Standortsfaktoren möglichst gleich sind. Das Untersuchungsgebiet HULKKONENS (1946, S. 4, 69) erfüllt diese Forderung. Die in einem derartigen Gebiet erzielten Ergebnisse können aber nicht ohne weiteres auf ökologisch andersartige Gebiete übertragen werden, weil die Konkurrenzkraft der Art ja nicht nur ein Ausdruck ihrer Soziabilität und »Vitalität« (sowie ihrer Verbreitungs- und Vermehrungsbiologie) ist, sondern auch ihr Verhalten zu den jeweils am Standort waltenden Umweltfaktoren widerspiegelt. Wechseln die Standortsverhältnisse so stark wie im Gebiet der vorliegenden Untersuchung so sind mannigfaltige Kombinationen der anderen Standortsfaktoren vorhanden, weshalb eine einheitliche Behandlung der Bedeutung des Konkurrenzfaktors nicht stattfinden kann. Wir müssen uns damit begnügen im speziellen Teil den jeweiligen Einfluss der Konkurrenz zu beachten und hier nur die Bedeutung einiger Teilfragen zu erörtern.

Im allgemeinen steht die biotische Stärke der höheren Wasserpflanzen —

unter günstigen sonstigen Umweltbedingungen — in Zusammenhang mit der höchsten von ihnen erreichten Vegetationsschicht und ihrer Soziabilität. Am stärksten sind die Helophyten — und unter ihnen die gesellig wachsenden Schilfgewächse — dann folgen Schwimmblattgewächse (Nymphaeiden, Akropleustophyten), Elodeiden und Mesopleustophyten, Benthopleustophyten und schliesslich die Isoëtiden (vgl. HULKKONEN 1946, S. 59, 72). Die von den höher hinauftragenden Schichten auf die niedrigeren ausgeübte Wirkung dürfte vorwiegend photischer Natur sein.

Dazu wirkt aber die Überwinterungs- (und Verbreitungs-)Biologie der Art auf ihre biotische Stärke ein. Biotisch stark sind die Rhizomüberwinterer, die Reservenahrung am besten speichern können, sowie die in  $\pm$  unveränderter Gestalt überwinternden Arten, schwächer dagegen die meisten mit losen Wasserturionen überwinternden und am schwächsten schliesslich die Annuellen (Hydrotherophyten).

*Keine einzige der im Gebiet auftretenden (horizontalen) Verbreitungsgrenzen der höheren Wasserpflanzen ist nur biotisch bedingt.* Dagegen scheinen in einigen Fällen, wo mehrere Umstände zusammen die Grenze bedingen dürften, auch Konkurrenzumstände (Rohrokkupation) einzuwirken. Recht viele der vertikalen Grenzen sind konkurrenzbedingt (vgl. S. 73).

Falls eine biotisch starke Art ausgedehnte Bestände ausbildet kann sie die auf die übrigen Wasserpflanzen einwirkenden Faktoren stark umgestalten.

In der äusseren Hälfte des Gebietes ist *Fucus vesiculosus* in dieser Hinsicht von ausschlaggebender Bedeutung. Als Haptophyt übt der Blasentang nur auf Stein(-Sand)-Böden auf die Rhizophytenvegetation einen Einfluss, der ausser photisch an wellenexponierten Abschnitten auch mechanisch ist, aus. Die meisten Rhizophyten meiden an diesen Böden die Hauptwuchsstufe von *Fucus*. Weniger empfindlich sind in dieser Hinsicht nur *Ranunculus obtusiflorus* und *Potamogeton pectinatus*. Dagegen übt der Blasentang als benthopleustonischer Okkupant ausgedehnter Flächen der sedimentären Stufe einen grossen Einfluss auf die Rhizophytenvegetation dieser Stufe aus. Recht wenige Arten können auf den fortwährend neurekrutierten, teilweise an ihrer Oberfläche weitersprossenden aber stets in den unteren Teilen faulenden, losen *Fucus*-Matten leben. Solche Arten sind *Potamogeton perfoliatus*, *Ranunculus circinatus*, *Callitriche autumnalis*, *Myriophyllum spicatum* und *Chara fragilis*. Einige von ihnen gedeihen auf diesem Substrat sogar vorzüglich, hier wurden die stattlichsten Ind. von *Chara fragilis* angetroffen. Alle Rhizophyten meiden aber dicke, beim Herausheben stark nach  $H_2S$  riechende lose *Fucus*-Matten. Die übrigen, losen *Fucus* primär scheuenden Arten sind hierdurch auf Standorte mit zirkulierendem Wasser sekundär begrenzt (vgl. S. 82).

Viel weniger hinderlich sind die niedrigen benthopleustonischen Matten von *Fucus vesiculosus* mf. *nana* und die von *Stictyosiphon tortilis*. Sie können



aber auch aus verbreitungsbiologischen Gründen einigen Arten lästig werden (*Ruppia spiralis*, *Chara canescens*). Die benthopleustonischen Rotalgenmatten (vorwiegend *Phyllophora Brodiaei*) fangen als Regel erst unterhalb des Wohnbereiches der Rhizophyten an und sind deshalb im vorliegenden Zusammenhang ohne Bedeutung.

In der inneren Hälfte des Gebietes (KZ—PW) bildet *Cladophora aegagropila* stellenweise benthopleustonsche Matten, die die Ansiedlung besonders zarterer Rhizophyten verhindern können. Von grösserer Bedeutung für die Rhizophytenvegetation dürften sie aber nicht — ebensowenig wie die besonders in KZ auftretenden *Vaucheria*-Matten — sein.

Die Schilfgewächse sind in den äussersten Zonen (MZ, AS, AK) physiognomisch von geringer Bedeutung, oft sind sie hier erst in Einwanderung begriffen. In IS sind sie schon von grösserer Bedeutung, ihre Bestände sind aber — von den dichten Beständen der Gytja-Flada's abgesehen — meistens so licht und schmal, dass sie noch den Arten der offenen Uferstrecken Wuchsplatz gewähren. Auch hier scheint ein Gleichgewichtszustand nicht überall erreicht zu sein.

In KZ und PW sind die *Phragmites*-Bestände für die Hydrophyten Standortsfaktoren ersten Ranges, in KZ nehmen Röhrichte 76,8 % der untersuchten Uferabschnitte ein, in PW sogar 93,3 %! Weniger bedeutend sind die Bestände von *Scirpus lacustris* und *Typha angustifolia*, die der übrigen Schilfgewächse wirken in gleichartiger Weise ein. Die Röhrichte scheinen hier im Grossen und Ganzen schon ihre in Einklang mit den jetzigen Verhältnissen stehende grösste Ausdehnung erreicht zu haben. Veränderungen dürften hauptsächlich in Bezug auf die Ausdehnung der Lichtungen auftreten, hierüber liegen aber bisher keine Dauerbeobachtungen vor. Über die durch die Beweidung bedingte Auslichtung der ufernahen Röhrichtstufe und ihre Bedeutung wird auf S. 120 verwiesen. Die Einwirkung der Röhrichte auf das Auftreten der Hydrophyten kann entweder fördernd oder nachteilig sein, recht selten verhalten sich die Arten  $\pm$  indifferent zum Röhrichtfaktor (z. B. in lichterem Rohrbeständen: *Scirpus acicularis*, *Polygonum amphibium*, *Nuphar luteum*, *Ranunculus reptans*).

Fördernd wirken die Röhrichte vor allem auf das Auftreten der stark wellenscheuen und der nur einen schwachen Wellengang vertragenden Arten (S. 81) der inneren Hälfte des Gebietes, sowie auf die überhaupt zirkulierendes Wasser meidenden Arten (S. 83) ein. Die Röhrichte bieten in der von ihnen hier eingenommenen Tiefenstufe (bis 1,7—2,2 m) — vorwiegend durch ihre wellendämpfende und eine lebhaftere Wasserzirkulation verhindernde Wirkung — diesen Arten Wuchsmöglichkeit an Standorten dar, wo sie ohne Röhrichte nicht zurechtkommen könnten. Diejenigen von diesen Arten, die nicht in grösserer Tiefe (ausserhalb der Röhrichte) vorkommen, sind hier fast



gänzlich auf die Lichtungen der Röhrichte beschränkt. In dem Auftreten der tiefer hinabdringenden Arten ist oft eine Anhäufung der F unmittelbar ausserhalb des Röhrichtrandes zu notieren, die offenbar in Zusammenhang mit der hier stattfindenden Driftansammlung steht. Die bei mehreren Arten zwischen der Frequenz im Uferwasser (innerhalb der Röhrichte) und in den weiter auswärts gelegenen Röhrichtlichtungen vorhandenen Unterschiede sind auf das Verhalten der Arten zur Wassertiefe, Einfrierung, Wasserverderbnis im stagnierenden Wasser unter dem Eise u. s. w. zurückzuführen.

*Nachteilig* wirken die Röhrichte in mehreren Beziehungen ein:

1. Die  $\pm$  homogenen Röhrichte — besonders die dichten Bestände auf Gytjtjaboden — schliessen viele Hydrophyten völlig aus. In den photisch etwas günstigeren lichterem Abschnitten der homogenen Röhrichte *treten noch die folgenden Arten regelmässiger auf* (die mit ! bezeichneten haben in den homogenen Röhrichten eine auffallend hohe Frequenz):

Sparganium simplex	Myriophyllum verticillatum	Calliergon megalophyllum !
Potamogeton natans!	M. alterniflorum	Drepanocladus aduncus
P. gramineus!	Utricularia vulgaris !	coll.
P. nitens!	U. neglecta	D. capillifolius
P. perfoliatus	U. intermedia	D. Sendtneri
Hydrocharis Morsus-ranae !	U. minor	D. tundrae
Scirpus acicularis !	Littorella uniflora !	D. trichophyllus !
Lemna trisulca		
L. minor	Isoetes lacustris!	Chara fragilis
Nymphaea alba	I. echinospora !	
Nuphar luteum		

Eine scharfe Grenze zwischen diesen Arten und den mehr zufällig in geschlossenen Röhrichten auftretenden besteht aber nicht. Die meisten der hier erwähnten Arten sind photisch auffallend genügsam, ihr Auftreten oder Fehlen in den Röhrichten ist auch oft recht deutlich photisch bedingt. In Bezug auf lichtere, den Wellengang nicht völlig dämpfende Röhrichte müssen wir auch mit der von den starren Rohrhalmern ausgeübten mechanischen Wirkung rechnen, die auf schlafe Wassersprosse (bzw. -blätter) und grössere Schwimmblätter (*Nymphaea*, *Nuphar*) nachteilig einwirkt. In Bezug auf die zwei letzterwähnten Arten ist auch mit einer Rhizomkonkurrenz zu rechnen.

2. Die zirkulierende Wasser vorziehenden Arten (vgl. S. 83, 105) meiden dichtere, die Wasserzirkulation verhindernde Röhrichtgebiete. Da die Zirkulation aber in den lichten, einigermaßen homogenen Röhrichten der exponierten Tonböden recht unbehindert stattfinden kann, so treten dort einige zirkulierende Wasser vorziehende Arten auf (*Potamogeton nitens*, *Myriophyllum alterniflorum*). Die Röhrichte verursachen eine beträchtliche Frequenzabnahme bei denjenigen zirkulierende Wasser vorziehenden Arten, die eine

in KZ—PW verlaufende wasserchemisch bedingte Innengrenze haben. In der Regel sind jedoch genügend viele der Art anscheinend zusagende Standorte innerhalb ihrer Verbreitungsgrenze vorhanden, um den Schluss zu erlauben, dass wasserchemische Umstände die Grenze bedingen und die Rohrokkupation nur zu einer Frequenzabnahme geführt hat. In Bezug auf *Ranunculus obtusiflorus* scheint aber die Innengrenze gleichzeitig biotisch (durch Röhrichtokkupation) und wasserchemisch (salinitäts-)bedingt zu sein, ohne dass festgestellt werden kann, ob dieser oder jener Faktor hier überwiegt.

3. Im äusseren Teil des Gebietes sind die Röhrichte — auch wenn sie licht sind — für die Rhizophyten dadurch undienlich, dass sie *Fucus*-Drift auffangen, wodurch oft eine wenig stationäre mesopleustonische *Fucus*-Schicht vorkommt, die in Zusammenhang mit sterbendem und faulendem benthopleustonischem *Fucus* steht (vgl. Taf. II: 2).

### Die Kultur.

Bei der Beurteilung der Bedeutung der menschlichen Kultur als auf die höheren Wasserpflanzen einwirkender Standortsfaktor können wir uns der Haupteinteilung LINKOLAS (1916, S. 238) bedienen, die *hemerophile*, *hemeradiaphore* und *hemerophobe* Arten unterscheidet. Die erste Gruppe, die Hemerophilen, teilt LINKOLA weiter in Anthropochoren (= eingeführte Arten) und Apophyten (= in der Gegend ursprüngliche Hemerophilen) ein. Wie JALAS (1950, S. 253) hervorhebt, ist der Ausdruck Anthropochor ein rein ausbreitungsbiologischer Begriff, der nichts über das spätere Verhalten der Art zu den Standortsfaktoren des Wuchsortes aussagt. Der Begriff Apophyt wurde wieder von verschiedenen Verfassern in verschiedener Bedeutung gebraucht (vgl. JALAS 1950, S. 254), wobei oft ein bedeutender Teil der Apophyten LINKOLAS ausgeschlossen wurde. Im vorliegenden Zusammenhange ist es nicht nötig auf diese Einteilungen näher einzugehen. Da es hier darauf ankommt, das jetzige Verhalten der Arten zur Kultur festzustellen, können wir uns mit dem Begriff hemerophil (im Sinne LINKOLAS) begnügen und ihn so abstufen, wie LINKOLA (1916, S. 256) seinen Apophytenbegriff abgestuft hat (stark, mässig, schwach hemerophil).

Obligat hemerophile Arten gibt es nicht unter den höheren Wasserpflanzen des Gebietes. Als Neophyten sind 3 Arten zu erwähnen: *Elodea canadensis*, *Glyceria maxima*, *Acorus Calamus*. Es ist wenig wahrscheinlich, dass diese Arten vom Menschen direkt in das Untersuchungsgebiet eingeführt wurden. Vermutlich haben sie sich von näher oder ferner gelegenen Einpflanzungs-orten in ähnlicher Weise wie die übrigen höheren Wasserpflanzen hierher verbreitet. Alle übrigen Arten scheinen unabhängig vom Menschen in das Gebiet eingewandert zu sein.

Die Kultureinflüsse können in drei Gruppen eingeteilt werden: I. Verunreinigung durch Abwässer, II. Einfluss der Landwirtschaft (Viehweiden, Rohrmahd, Grabenmündungen), III. Einfluss des Verkehrs.

In der äusseren Hälfte des Gebietes übt die Kultur nur einen völlig bedeutungslosen Einfluss auf die höhere Wasservegetation aus. Das in der Nähe der zerstreut gelegenen Fischer- und Bauersiedlungen fast stets rege zirkulierende Wasser verwischt rasch die Spuren der meistens nur gelegentlich eintretenden schwachen Verunreinigung. Ab und zu ist aber an Ufern wo die hemerophilen (nitrophilen) *Enteromorpha*-Arten eine schwache Verunreinigung andeuten (vgl. HÄYRÉN 1931a, S. 496) eine etwas grössere Abundanz und Üppigkeit von *Ranunculus obtusiflorus* zu verzeichnen. Ganz lokal kann dazu z. B. *Potamogeton panormitanus* ausserhalb einer düngenden Grabenmündung etwas üppiger als in der Umgebung wachsen. Auch der Verkehr übt hier einen äusserst geringen Einfluss aus. Nur im innersten Fahrwasser bei AS Tvärminneön halten die von den Schiffsschrauben hervorgerufenen Wasserwirbel den Boden in 3—5 m Tiefe frei von benthopleustonischem *Fucus*, wodurch sich ein *Zosteretum* hier ausbilden konnte.

In der inneren Hälfte des Gebietes sind dagegen Kultureinflüsse deutlich merkbar.

I. Eine Verunreinigung durch Abwässer findet hauptsächlich um die Stadt Ekenäs herum (in KZ und PW) statt. Nach HÄYRÉN (1944, S. 61) war das Wasser im Hafen von Ekenäs im Spätsommer 1932 stark mesosaprob bis oligosaprob, an der Mündung der Kloake in PW Prästvikén polysaprob. Die Verhältnisse schienen während meiner Untersuchung ähnlich gewesen zu sein. Von höheren Wasserpflanzen führt HÄYRÉN aus dem von mir untersuchten Abschnitt des Stadtgebietes ausser *Phragmites* nur *Potamogeton perfoliatus* und *Myriophyllum spicatum* an. Ich habe in diesem Abschnitt dazu die folgenden Arten angetroffen:

<i>Potamogeton pectinatus</i>	<i>Elodea canadensis</i>	Elatine <i>Hydropiper</i>
<i>P. panormitanus</i>	<i>Scirpus acicularis</i>	<i>Littorella uniflora</i>
<i>Najas marina</i>	<i>Ceratophyllum demersum</i>	
<i>Alisma Plantago-aquatica</i>	<i>Ranunculus circinatus</i>	<i>Chara tomentosa</i>

Aus den Spezialbeschreibungen HÄYRÉNS (1944, S. 56—59) geht hervor, dass er in diesem Abschnitt offenbar nicht näher nach höheren Wasserpflanzen gesucht hat — nur Algenfundorte werden beschrieben. Die Zusammenstellungen HÄYRÉNS (1944, S. 23; 1945, S. 134) über die Wasserflora in einigen Städten an der Nordküste des Finnischen Meerbusens ist deshalb in Bezug auf die höheren Wasserpflanzen, wenigstens was Ekenäs betrifft, äusserst mangelhaft.

In der Nähe kleinerer, offenbar oligosaprober Kloaken in PW Österby



(Ö) bzw. der an ihrer Mündung polysaprogenen Kloake in PW Prästviken (P) wurden dazu in der Röhrichtstufe die folgenden Arten gefunden:

<i>Zannichellia repens</i> Ö	<i>Ceratophyllum demersum</i> P	<i>Isoetes lacustris</i> Ö
<i>Lemna trisulca</i> ÖP	<i>Subularia aquatica</i> Ö	
<i>L. minor</i> P	<i>Utricularia vulgaris</i> P	<i>Chara aspera</i> Ö

Das hier vorliegende Material ist viel zu klein um sichere Schlüsse über die Verteilung der Arten auf die Saprobiengruppen zu gestatten; zu einigen Bemerkungen gibt es jedoch Anlass. HÄYRÉN (1921, S. 14; 1944, S. 14) hat die Saprobien-einteilung von KOLKWITZ & MARSSON (1908, S. 510) nach den in schwächer brackischem Wasser waltenden Verhältnissen abgeändert. Er führt (1944, S. 15) *Ceratophyllum demersum* zu den oligosaprogenen Arten. Die Art kommt aber als üppig wuchernd und das Wasser völlig erfüllend noch zusammen mit *Sphaerotilus*-Flocken in Röhrichtlichtungen ausserhalb der Kloake in PW Prästviken vor. Ich sah *Ceratophyllum* auch 1932—39 im Hafen von Sörnäs in Helsingfors in von HÄYRÉN (1921, S. 19; 1933, S. 9) als schwach mesosaprob bezeichnetem Brackwasser in Menge wachsen (HÄYRÉN führt nicht diesen Fundort an). *Ceratophyllum demersum* kann also, wie schon KOLKWITZ & MARSSON (1908, S. 515) hervorheben, in schwach mesosaprobem Wasser gut gedeihen. Alles hier über *Ceratophyllum* gesagte — mit Ausnahme der Angabe aus Helsingfors — gilt auch für *Lemna minor*, die ebenfalls von KOLKWITZ & MARSSON (a. a. O.) als schwach mesosaprob bezeichnet wurde. *Najas marina* wird von HÄYRÉN (1944, S. 15) als Katharob (Verunreinigung scheuend) bezeichnet. Die Art wurde aber von mir sowohl im Nordhafen (3 F) wie im Südhafen (1 F) von Ekenäs in nach HÄYRÉN (1944, S. 61) schwach mesosaprobem Wasser angetroffen und schien dort gut zu gedeihen.

Die von  $\pm$  unverdünntem Abwasser bei Ekenäs beeinflussten Abschnitte sind von geringer Ausdehnung und dazu grossenteils im Bereich der Wasserströmungen über die KZ—PW-Schwelle gelegen. Einige Arten zeigen eine auffallende Konzentration der F auf die Ekenäs umgebenden Gewässer — besonders auf die ebenen Böden ausserhalb der Röhrichte. Solche Arten sind *Potamogeton panormitanus*, *P. pusillus*, *Najas marina*, *Lemna trisulca*, *Ceratophyllum demersum*, *Nitella flexilis*, *Chara fragilis*. Die erwähnten Phanerogamen sind alle recht eutroph. Es ist wahrscheinlich, dass die Abwässer von Ekenäs auf die Wassergebiete in der Umgebung der Stadt (KZ, äusserster PW) düngend einwirken (vgl. HALME 1944, S. 83, 137), ob die hohe Frequenz der erwähnten Arten hierdurch bedingt ist, oder ob ihnen die an der Grenze zwischen oligohalinem und  $\beta$ -mesohalinem Brackwasser gelegenen Gewässer unserer Küste auch ohne Abwasserdüngung besonders gut zusagen, lässt sich noch nicht beurteilen. Kein solches Gebiet ohne Abwasserzuschuss wurde



in dieser Hinsicht untersucht, was aber eine Grundvoraussetzung für das Klarlegen dieser Frage wäre.

HALME (1944, S. 141) hebt hervor, dass der Svartån durch recht dicht besiedelte Gebiete fließt und deshalb leicht saprobisiert ist. Dasselbe gilt, wenn auch in geringerem Grade, für Fiskars å. Die etwaige Einwirkung der (geringen) Verunreinigung dieser Wasserläufe auf die Vegetation von PW kann noch nicht beurteilt werden.

Die übrigen in der inneren Hälfte des Gebietes einwirkenden Kulturfaktoren beschränken sich alle auf die Röhrichtstufe. Sehen wir von der unsicheren düngenden Wirkung der Abwässer ab so sind also die in KZ—PW unterhalb der Röhrichtstufe gelegenen Bestände der höheren Wasserpflanzen völlig hemeradiaphorer Natur.

II. Die *Beweidung* übt unter den Kulturfaktoren den quantitativ grössten Einfluss auf die ufernahe Röhrichtstufe in KZ—PW aus. *Phragmites* ist für Beweidung sehr empfindlich. An permanent beweideten Ufern wird das Rohr deshalb von der ufernahen Stufe 0,0—0,5(—1,0) m verdrängt, an unregelmässiger beweideten Abschnitten wird der innere Teil des Röhrichts  $\pm$  stark ausgelichtet. Von den insgesamt 487 untersuchten röhrichtversehenen Uferabschnitten in PW hatten 270 unmittelbar in Wiesenufer übergehende Röhrichte, von ihnen waren 107 beweidet, 163 unbeweidet. An den übrigen 217 F liessen die Röhrichte die innerste Seichtwasserstufe 0,0—0,5(—1,0) m frei. 122 dieser Abschnitte waren beweidet, 95 unbeweidet. An den letzterwähnten 95 unbeweideten Abschnitten — wie an einigen der 122 beweideten — trug die Eiserosion offenbar wirksam zur Ausbildung des freien Strandwassers bei.

Während *Phragmites* also in seinem Verhalten zur Beweidung recht stark hemerophob ist sind die übrigen Schilfgewächse in dieser Hinsicht alle als hemerophil anzusehen, weil sie durch den Ausfall der Konkurrenz seitens des Rohres  $\pm$  deutlich begünstigt werden. Zwar werden auch die meisten übrigen Schilfgewächse abgeweidet (mit Ausnahme des vom Vieh völlig verschmähten *Acorus Calamus*), infolge ihrer grösseren Zuwachsgeschwindigkeit können sie sich aber dessen ungeachtet an beweideten Ufern hier und da einigermaßen bewähren (*Glyceria maxima* bildet sogar die grössten Reinbestände dort aus, wo sie regelmässig abgeweidet wird), während sie, von *Scirpus lacustris* abgesehen, seltener in unbeweideten Röhrichten Stand halten können. Schwach hemerophil in ihrem Verhalten zur Beweidung sind den Verhältnissen in PW nach *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *Sparganium ramosum*, *Scirpus maritimus* (?), *Sc. lacustris*, *Sc. Tabernaemontani* und *Equisetum limosum*, stark hemerophil *Glyceria maxima* und *Acorus Calamus* — die erstere Art vom Vieh begierig abgeweidet, die letztere wie erwähnt völlig verschmäht. Für die Hydro-

phyten spielen diese übrigen Schilfgewächse auf den Weideufeln als Standortsfaktor meistens eine recht geringe Rolle, da die Bestände entweder sehr licht sind oder in unmittelbarem Anschluss an die Mittelwasserstandslinie auftreten, wobei sie meistens von geringem Umfang sind. — JAATINEN (1950, S. 276) kam in Bezug auf das Verhalten der Schilfgewächse zur Beweidung an den Ufern äländischer Seen zum entgegengesetzten Ergebnis. Nach ihm wäre *Phragmites communis* am widerstandsfähigsten wogegen die *Scirpus*- und *Typha*-Arten stark leiden sollten.

Bei der Beurteilung des Einflusses der Beweidung auf die Verbreitung der Hydrophyten kann man nicht einfach die Frequenzziffern der Vorkommnisse an beweideten und unbeweideten Ufern einander gegenüberstellen. Der auf den Gytjaböden in ruhiger Lage in dieser Hinsicht vorhandene grosse Unterschied verklingt nämlich fast völlig auf den stärker exponiert gelegenen Tonböden. Dazu finden die eutrophen Ufer der Gytjawieke in recht hohem Grade als Weiden Verwendung, während die nur einen recht dürrtigen Graswuchs tragenden steinigten Ufer der Tonabschnitte öfter unbeweidet sind. Noch muss es beachtet werden, dass mehrere Arten nicht gut im seichten Wasser gedeihen, z. B. weil sie Austrocknung oder Frost — oder beide — nicht ertragen.

Die folgenden Arten können zwar im inneren Teil des Gebietes in der Seichtwasserstufe vorkommen, treten aber dort höchstens zufällig im Bereich der Beweidung auf, weshalb ihr Verhalten zur Beweidung nicht hier untersucht werden kann:

Potamogeton obtusifolius	Lemna minor	Fontinalis antipyretica
P. pusillus	Juncus bulbosus	F. hypnoides
P. alpinus	Ceratophyllum demersum	Drepanocladus trichophyl-
P. gramineus	Ranunculus sp (trichoph.?)	lus
P. praelongus	Callitriche autumnalis	

Die untenstehenden Ziffern der F auf beweideten und unbeweideten Röhrichtabschnitten beziehen sich wo nicht anders angegeben wird auf PW, wo die in dieser Hinsicht einigermaßen gleichartige Verteilung der Ufer einen Vergleich leichter als in KZ gestattet. *Die Gruppierung der Arten nimmt hier nur Rücksicht auf das Verhalten zum Beweidungsfaktor.*

1. *Hemerophob* sind:

	beweidet	unbeweidet
Phragmites communis .....	229	258
Polygonum amphibium (natans) .....	68	28
(terrestre) .....	28	10
Littorella uniflora .....	40	49
Isoetes lacustris .....	91	107
Calliergon megalophyllum .....	27	24

Die Zahlen für *Phragmites* geben das totale hier beachtete Untersuchungsmaterial an. *Polygonum amphibium* kommt zwar als vereinzelte (Drift-) Sprosse an Weideufeln vor, kann aber, wenigstens teilweise infolge seiner Empfindlichkeit für Zertrampelung, hier keine nennenswerten Bestände ausbilden. Dazu zeigt die Art ja eine Vorliebe für zirkulierendes Wasser. *Calliergon megalophyllum* scheint auch gegen Zertreten des Bodens empfindlich zu sein. *Littorella* und *Isoetes lacustris* meiden die eiserodierte Stufe und steigen in den Röhrichten, wo die Eisschäden viel geringer zu sein scheinen, höher als in offenem Wasser hinauf wodurch die Auslichtung der Röhrichte diese Arten in grössere Tiefe hinabdrängt.

2. *Hemerodiaphor* sind:

	beweidet	unbeweidet
<i>Potamogeton pectinatus</i> .....	58	95
<i>P. natans</i> .....	7	1
<i>P. nitens</i> .....	17	30
<i>Lemna trisulca</i> .....	17	19
<i>Myriophyllum alterniflorum</i> .....	97	78
<i>Isoetes echinospora</i> .....	48	47
<i>Chara fragilis</i> .....	59	25

Von *Potamogeton natans* (frostepfindlich) und *Lemna trisulca* (Pleustophyt, Vorkommen in dieser Stufe oft  $\pm$  zufällig) abgesehen zeigen diese Arten (*Chara fragilis* zwar nur als bulbillenträgend) in PW eine deutliche Vorliebe für exponierter gelegene Standorte wo die Unterschiede in Bezug auf den Beweidungsfaktor gering sind.

3. *Schwach hemerophil* sind:

	beweidet	unbeweidet
<i>Potamogeton filiformis</i> (KZ) (?) .....	6	2
<i>P. perfoliatus</i> .....	162	135
<i>Najas marina</i> (KZ—PW) .....	30	13
<i>Alisma Plantago-aquatica</i> .....	152	121
<i>Butomus umbellatus</i> .....	39	6
<i>Elodea canadensis</i> .....	18	4
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> .....	34	24
<i>Scirpus acicularis</i> .....	225	128
( <i>Nymphaea alba</i> ) .....	137	65
<i>Nuphar luteum</i> .....	82	41
<i>Ranunculus circinatus</i> .....	28	7
<i>R. reptans</i> .....	152	138
<i>Callitriche polymorpha</i> .....	21	5
<i>Myriophyllum spicatum</i> .....	12	13
<i>Utricularia vulgaris</i> .....	50	27
<i>U. neglecta</i> (KZ—PW) .....	24	8
<i>U. intermedia</i> .....	57	24
<i>U. minor</i> .....	33	13
<i>Drepanocladus aduncus</i> coll. ....	18	9
<i>Nitella flexilis</i> .....	8	6

Diese Arten zeigen neben einer oft deutlich höheren Frequenz auf beweideten Abschnitten auch durch üppigeren Wuchs eine schwach hemerophile Neigung, sie kommen aber auch regelmässig an unbeweideten Abschnitten vor. Besonders *Utricularia vulgaris*, *U. intermedia* und *U. minor* zeigen ein üppigeres Gedeihen in durch das Vieh gedüngtem Wasser. *Nymphaea alba* ist hemerophil nur in stärker ausgelichteten Röhrichten, dagegen fast hemerophob im freien, seichten Uferwasser (Austrocknung, Eisschäden).

4. Mässig hemerophil sind:

	beweidet	unbeweidet
<i>Sagittaria sagittifolia</i> .....	92	42
<i>Subularia aquatica</i> .....	66	15
<i>Elatine Hydropiper</i> (KZ—PW) .....	66	27
<i>Myriophyllum verticillatum</i> .....	85	19
<i>Drepanocladus capillifolius</i> .....	22	4
<i>D. Sendtneri</i> .....	38	8
<i>Nitella Wahlbergiana</i> .....	7	5
<i>Chara aspera</i> .....	53	13

Die in Bezug auf den Beweidungsfaktor mässig hemerophilen Arten zeigen neben der deutlich höheren Frequenz meistens auch eine grössere Reichlichkeit auf den beweideten Böden. Sie sind in relativer Hinsicht auf unbeweideten Böden noch nicht selten. Die meisten Arten sind wenigstens auf diesen biotisch schwach (Ausnahme: *Myriophyllum verticillatum*).

5. Stark hemerophil sind:

	beweidet	unbeweidet
<i>Sparganium simplex</i> (emers) .....	8	—
<i>Potamogeton panormitanus</i> (KZ—PW) ...	68	16
<i>P. nitens</i> (als amphibisch) .....	5	—
<i>Zannichellia repens</i> .....	32	3
<i>Ranunculus confervoides</i> .....	43	3
<i>Crassula aquatica</i> .....	54	5
<i>Callitriche verna</i> .....	52	7
<i>Elatine triandra</i> (KZ—PW) .....	119	36
<i>Limosella aquatica</i> .....	78	6
( <i>Drepanocladus tundrae</i> ) .....	5	—
( <i>D. procerus</i> ) .....	12	—
<i>Nitella Nordstedtiana</i> .....	14	2
<i>Chara Braunii</i> .....	2	1

Die stark hemerophilen Arten (bzw. Stadien) sind im Gebiet in der Seichtwasserstufe in sehr weitem Ausmasse auf beweidete Uferabschnitte beschränkt. In Bezug auf die *Drepanocladus*-Arten muss hervorgehoben werden, dass geoamphibiontische Vorkommnisse nicht beachtet wurden. Unterhalb der Stufe der Beweidung treten diese 2 Arten völlig hemeradiaphor auf. Im übrigen besteht diese Gruppe fast gänzlich aus biotisch schwachen oder sehr



schwachen Arten. Die Anhäufung der Zwergamphiphyten in dieser und der vorigen Gruppe zeigt deutlich die grosse Abhängigkeit dieser Arten von den beweideten, konkurrenzfreien Standorten an (vgl. HULKKONEN 1929, S. 210; MARISTO 1935, S. 29; VAARAMA 1938, S. 238).

Als Standortsfaktor ist die Beweidung für die Arten, mit Ausnahme der Gruppen 4—5, im Gebiet recht belanglos. Hier wurde ja nur die Stufe 0,0—0,5(—1,0) m von PW beachtet, die meisten Arten der Gruppen 1—3 kommen als völlig hemeradiaphor in anderen Tiefenstufen — teilweise dazu auch in den äusseren Teilen des Gebietes — vor. Weil das Gebiet sich aber recht gut für eine Untersuchung der Frage eignet wurde sie hier etwas näher erörtert, da die Ergebnisse in solchen Gebieten von Wert sein können, wo diese Frage beachtet werden müsste aber schwerer zu untersuchen ist.

Rohrmahd während der Vegetationsperiode wurde in etwa 10 % der Rohrbestände in KZ—PW verzeichnet. Sie wirkt in recht unbedeutendem Grade auf die Hydrophytenvegetation ein, da diese ja als Regel die zur Mahd geeigneten homogenen Röhrichte meidet. Einige in ihren photischen Ansprüchen  $\pm$  bescheidene Arten schienen jedoch durch regelmässigeren Rohrmahd etwas gefördert zu werden (*Scirpus acicularis*, *Lemna trisulca*, *Myriophyllum verticillatum*, *Limosella aquatica*). In der äusseren Hälfte des Gebietes findet eine intensivere Ausnutzung des Rohres statt, dort verhindern aber wie erwähnt die vom Rohr aufgefangenen mesopleustonischen *Fucus*-Matten völlig das Gedeihen höherer Wasserpflanzen in den homogenen Röhrichten.

Die Grabenmündungen beherbergen mehrere Kleingewässer oder schwach fliessendes Wasser bevorzugende Arten. Üppigere Bestände bildeten dort die folgenden Arten aus:

<i>Sparganium minimum</i>	<i>Elodea canadensis</i>	<i>Utricularia vulgaris</i>
<i>Potamogeton pusillus</i>	<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	<i>U. neglecta</i> (1 F)
<i>P. alpinus</i>	<i>Lemna minor</i>	
<i>Alisma Plantago-aquatica</i>	<i>Juncus bulbosus</i>	<i>Drepanocladus procerus</i>
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	<i>Myriophyllum verticillatum</i>	

Mit Ausnahme von *Utricularia neglecta* kamen diese Phanerogamen auch weiter aufwärts in den Gräben vor (*Drepanocladus procerus* wurde in dieser Hinsicht nicht untersucht).

III. Auch gegen Ruderbootverkehr ist *Phragmites* sehr empfindlich (vgl. LINKOLA 1916, S. 197; VAHERI 1932; MARISTO 1935, S. 30; VAARAMA 1938, S. 237). Neue Bootplätze am inneren Röhrichttrande rufen anfangs trichterartige Lichtungen hervor, die sich zu die Röhrichte durchquerenden Kanälen erweitern (vgl. Schema bei VAHERI 1932, S. 33). In PW waren an 35 F Bootufer bzw. Röhrichte durchquerende Bootstrassen vorhanden. In ihnen wurden die folgenden höheren Wasserpflanzen angetroffen (die Zahl der F ist beigefügt):

Sparganium simplex .....	9	M. alterniflorum .....	17
(Potamogeton pectinatus) .....	4	Limosella aquatica .....	4
P. obtusifolius .....	2	Utricularia vulgaris .....	20
P. pusillus .....	2	U. neglecta .....	2
P. alpinus .....	1	U. minor .....	5
(P. natans).....	1	Littorella uniflora .....	4
P. perfoliatus .....	24		
Zannichellia repens .....	2	Isoëtes lacustris .....	12
Alisma Plantago-aquatica .....	27	(I. echinospora) .....	8
Sagittaria sagittifolia .....	31		
Butomus umbellatus .....	5	Fontinalis antipyretica .....	8
Elodea canadensis .....	16	F. hypnoides .....	10
(Hydrocharis Morsus-ranae) .....	11	Calliergon megalophyllum .....	12
(Lemna trisulca) .....	13	Drepanocladus aduncus coll. ....	7
L. minor .....	6	D. capillifolius .....	11
Juncus bulbosus .....	1	D. Sendtneri .....	14
Nymphaea alba .....	26	D. procerus .....	5
Nuphar luteum .....	21	D. trichophyllus .....	7
Ceratophyllum demersum .....	17		
(Ranunculus circinatus) .....	10	Nitella flexilis .....	11
Subularia aquatica .....	4	N. Wahlbergiana .....	4
Crassula aquatica .....	2	N. Nordstedtiana .....	2
Callitriche verna .....	6	(Nitellopsis obtusa) .....	1
Elatine Hydropiper .....	16	Chara Braunii .....	1
E. triandra .....	20	Ch. tomentosa .....	1
Myriophyllum verticillatum .....	18	Ch. aspera .....	9
M. spicatum .....	12	(Ch. fragilis) .....	8

In Bezug auf die oben erwähnten Zahlen gilt das für den Beweidungs-faktor gesagte. Auch die Ruderbootstrassen sind in verschiedenartigen Röh-richtgebieten gelegen. Die eingeklammerten Arten verhalten sich in PW recht indifferent zum Bootverkehr. In PW bestätigt sich die Feststellung MARISTOS (1941, S. 269), dass der gestaltende Einfluss des Bootverkehrs am fühlbarsten in eutrophen Bereichen ist. In den Bootstrassen der oligotroph betonten, exponierten Abschnitte mit Tonböden sind nur äusserst geringe Verände-rungen in der Vegetation sichtbar. *Isoëtes lacustris* und *Littorella* nehmen an Menge etwas zu und *Myriophyllum alterniflorum* kann etwas tiefer als sonst hinabsteigen. In eutroph betonten Gytjtagebieten sind die Bootstrassen von einer dichten Vegetation erfüllt, die manchmal sogar üppiger als in kultur-unberührten Lichtungen ist — möglicherweise weil das Wasser der Bootstras-sen besser durchlüftet wird. Neben den derbbblätterigeren Nymphaeiden werden hier besonders die Pleustophyten begünstigt, die von dem Bootverkehr kaum Schaden leiden. Dagegen werden unter den Elodeiden die zarteren Arten nur wenig begünstigt. Die Zwergamphiphyten kommen fast nur an Bootufern ohne Landungsbrücken vor, wo die Boote ans Ufer gezogen werden, was die Ausbildung einer hochwüchsigeren Vegetation verhindert.

Für keine einzige Art sind die Bootkanäle als verbreitungsbedingender Faktor von ausschlaggebender Bedeutung. Die biotisch schwachen Arten werden aber in ihrem Auftreten durch diesen Faktor begünstigt.

Wo stärker benutzte Ruderstrassen dem äusseren Röhrichttrande entlang führen ist auch ein Zurückweichen des Röhrichts bemerkbar, das jedoch für die Hydrophytenvegetation von geringer Bedeutung ist. Hier leidet *Nuphar luteum* ersichtlich unter dem Bootverkehr, der die ausserhalb der Röhrichte zarten Schwimmblätter abreisst.

Permanente *Sammelstellen für Holzflösse* kamen an einigen F im innersten PW vor. Von diesen Flächen verschwinden die Schilfgewächse vollständig (vgl. MARISTO 1941, S. 270). Die Holzflösse gewähren Schutz gegen Wellengang, beschatten aber den Standort recht stark weshalb an diesen F nur wenige Arten auftreten: *Potamogeton obtusifolius*, *P. gramineus*, *Ranunculus conseroides*, *Utricularia vulgaris*, *Nitella flexilis*, *N. Wahlbergiana*, also fast durchwegs biotisch schwache Arten.

*Fassen wir die Beobachtungen über den Einfluss der Kultur auf die Verbreitung der höheren Wasserpflanzen des Gebietes zusammen, so finden wir, dass die allermeisten Arten recht wenig oder überhaupt nicht beeinflusst werden.* In der äusseren Hälfte des Gebietes kann von keinem nennenswerten Kultureinfluss auf die höhere Wasservegetation gesprochen werden. Im inneren Teil des Gebietes wirken in der Stufe ausserhalb des Röhrichtrandes — von einer bisher nicht bewiesenen, jedoch möglichen düngenden Einwirkung der Abwässer der Stadt Ekenäs abgesehen — keine Kultureinflüsse auf die höhere Wasservegetation ein. In der Röhrichtstufe wirken hier (KZ—PW) Abwässer, Beweidung, Rohrmahd, Gräben, Ruderbootverkehr und Holzflösserei mit je nach der Lage des Standortes und Intensität der Kulturbeeinflussung wechselnder Intensität ein. Dieser Einfluss ist fast gänzlich auf die Stufe 0,0—0,5(—1,0) m konzentriert.

Die meisten Arten treten an der Mehrzahl ihrer F an kulturunbeeinflussten Standorten auf und sind deshalb als gänzlich oder überwiegend hemeradiaphor zu bezeichnen. Als in ihrem *Gesamtvorkommen mehr oder weniger hemerophil* sind im Gebiet vorwiegend die unten angeführten Arten zu bezeichnen (*Limosella* und *Chara aspera* werden der Tabelle als Beispiele solcher Arten beigelegt, die sich in verschiedenen Teilen des Gebietes in dieser Hinsicht verschieden verhalten; beide treten weiter auswärts völlig hemeradiaphor auf), dazu aber noch einige der in Bezug auf Beweidung schwach hemerophilen Arten (*Alisma Plantago-aquatica*, *Callitriche polymorpha*):

	Kultur- beeinflusste F	Unberührte F
<i>Ranunculus confervoides</i> .....	44	2
<i>Subularia aquatica</i> .....	72	11
<i>Crassula aquatica</i> .....	66	7
<i>Callitriche verna</i> .....	85	5
<i>Elatine Hydropiper</i> .....	78	25
<i>E. triandra</i> .....	141	19
<i>Myriophyllum verticillatum</i> .....	115	15
<i>Limosella aquatica</i> (KZ—PW) .....	83	1
<i>Nitella Wahlbergiana</i> .....	7	1
<i>N. Nordstedtiana</i> .....	15	1
<i>Chara Braunii</i> .....	3	—
<i>Ch. aspera</i> (PW) .....	63	15

Von *Chara Braunii* abgesehen wurden diese Arten alle auch auf einigen nicht von der Kultur beeinflussten Standorten angetroffen, oft war aber dann das Vorkommen spärlich und die Art zeigte ihr schlechtes Gedeihen  $\pm$  deutlich an, während sie an den kulturbeeinflussten Standorten gut gedieh. Die obigen hemerophilen Arten sind fast durchwegs an kulturunberührten Standorten biotisch schwach (Ausnahme: *Myriophyllum verticillatum*). Der Kultureinfluss äussert sich deshalb vorwiegend in einer Ausschaltung der Konkurrenz (vgl. LINKOLA 1916, S. 295), in einigen Fällen auch als Düngung des Wassers (Abwässer, Weideufer, Grabenmündungen).

### Die Verbreitungsbiologie.

Zu den biotischen Faktoren gehören wie bereits erwähnt wurde (S. 61) nicht nur die von anderen lebenden Organismen hervorgerufenen Einwirkungen sondern auch das Vermögen der Pflanze selbst sich auf dem Standort zu behaupten, also ihre Verbreitungsbiologie in weiterem Sinne (einschliesslich der Überwinterungsbiologie). Die Verbreitungsbiologie ist aber im vorliegenden Zusammenhang nicht nur als biotischer Faktor von Bedeutung, sondern vor allem weil sie anzeigt, ob die Pflanze die Möglichkeit gehabt hat die verschiedenen Teile des Gebietes zu besiedeln.

### Die Ausbildung von Diasporen.

FRUKTIFIKATIVE VERMEHRUNG. Da die allermeisten F nur einmalig besucht wurden, konnten eingehende Dauerbeobachtungen über Fertilität und Verbreitung der Früchte (bzw. Sporen) nicht angestellt werden. In Bezug auf die meisten Arten liefert das Material jedoch eine genügende Stütze für die Beurteilung der Bedeutung der fruktifikativen Vermehrung für die Verbreitung der Art.



*Blüte und Bestäubung.* Die allermeisten Wasserphanerogamen blühten im Gebiet, bzw. bildeten dort Geschlechtsorgane aus. Bei den folgenden Arten wurden jedoch Blüten (Geschl.organe) *nicht* dort gesehen:

<i>Elodea canadensis</i>	<i>Utricularia minor</i>	<i>Nitellopsis obtusa</i> (♂,
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	<i>Littorella uniflora</i>	nicht ♀ gesehen)
<i>Lemna trisulca</i>		
<i>L. minor</i>	Die Wassermoose	

Bei *Lemna minor* wurden an einem Felsentümpelfundort vor dem Aufblühen rückgebildete Blütenanlagen beobachtet (LUTHER 1948b, S. 167). Bei den submersen Wassermooseen wurden weder Geschlechtsorgane noch Sporogone angetroffen, bei *Calliergon megalophyllum* aber Antheridien an einem geoamphibiontischen Standort. Bei *Nitellopsis obtusa* wurden nur Antheridien angetroffen, bei den übrigen Characeen sowohl Antheridien wie Oogonien (bei *Chara canescens* nur parthenogenetische Oogonien).

Über das *Bestäubungsmedium* (unter Wasser, auf dem Wasser, in der Luft) wurden nicht genauere Beobachtungen angestellt, weshalb die folgende Zusammenstellung keine Ansprüche auf Vollständigkeit macht. Diese Fragen bedürfen teilweise noch einer eingehenden Revision, strittige Literaturangaben sind nicht selten.

1. Eine *unter Wasser geschehende Bestäubung* tritt bei den folgenden Arten auf:

<i>Zostera marina</i>	<i>Zannichellia pedunculata</i>	<i>Callitriche verna</i> (3)
<i>Potamogeton filiformis</i>	<i>Z. major</i>	<i>C. autumnalis</i>
(2?, 3?)	<i>Najas marina</i>	<i>Elatine Hydropiper</i> (3)
<i>P. obtusifolius</i>	<i>Ceratophyllum demersum</i>	<i>E. triandra</i> (3)
<i>Ruppia rostellata</i>	<i>Ranunculus confervoides</i> (3)	<i>Limosella aquatica</i> (3)
<i>R. brachypus</i>	<i>Subularia aquatica</i> (3)	
<i>Zannichellia repens</i>	<i>Crassula aquatica</i> (3)	Die Characeen

Diese Arten scheinen also in Bezug auf die Bestäubung  $\pm$  unabhängig von der Wassertiefe zu sein. Bei *Ranunculus confervoides* tritt die submerse Bestäubung kleistogam in einem Gaströpfchen ein, dasselbe wurde für *Potamogeton filiformis* behauptet (WESENBERG-LUND 1908, S. 581). Kleistogam dürfte die Unterwasserbestäubung jedenfalls auch bei *Subularia aquatica* sein, vermutlich auch bei den meisten übrigen erwähnten Zwergamphiphyten (ausser *Callitriche verna*?).

2. *Auf der Wasseroberfläche* (epihydroisch, SKOTTSBERG 1913, S. 11) findet die Bestäubung bei *Potamogeton pectinatus* und *Ruppia spiralis* statt (möglicherweise auch zum Teil bei *P. filiformis*).

3. Bei den übrigen als blühend gefundenen Arten (vgl. jedoch Gruppe

4) scheint die *Bestäubung* — bei einigen Arten wenigstens hauptsächlich — *in der Luft* stattzufinden:

Sparganium	Scirpus parvulus	R. obtusiflorus
Potamogeton panormitanus	Sc. acicularis	R. reptans
P. natans	Juncus bulbosus	Callitriche polymorpha
P. perfoliatus	Polygonum amphibium	Myriophyllum
Alisma Plantago-aquatica	Nymphaea alba	Utricularia
Sagittaria sagittifolia	Nuphar luteum	
Butomus umbellatus	Ranunculus circinatus	

Das *Fruchtbildungsvermögen* dieser Arten ist also abhängig von ihrer Fähigkeit die Blüten über das Wasser zu erheben. Bei den wenigstens teilweise als gänzlich submers lebenden Arten wird diese Tiefe vor der maximalen Wuchstiefe der Art erreicht. Unter den im Gebiet überhaupt nicht als blühend angetroffenen Arten gehört *Littorella lacustris* zu dieser Bestäubungsgruppe. Da die Art aber sehr frostempfindlich ist kann sie nicht hier amphibisch vorkommen, was eine Voraussetzung für ihr Blühen wäre. Die Bestäubung ist bei einigen dieser Arten (z. B. *Potamogeton perfoliatus*) wie auch bei den Arten der Gruppe 2 offenbar von dem Wellengang während der Blütezeit abhängig, an stärker exponierten Standorten werden wenige Früchte ausgebildet, an ruhig gelegenen recht viele.

4. In Bezug auf die folgenden Pflanzen wurden von mir keine Beobachtungen über das Bestäubungsmedium angestellt: *Potamogeton pusillus*, *P. alpinus*, *P. gramineus*, *P. nitens*, *P. praelongus*.

*Fruchtbildung.* 1. Ausser bei den im Gebiet überhaupt nicht als blühend angetroffenen Pflanzen wurde bei *Zostera marina*, *Potamogeton nitens*, *Myriophyllum alterniflorum* und *Utricularia neglecta* — die alle im Gebiet blühten — keine Fruchtbildung gefunden. *Zostera* erreicht hier ihre äusserste Verbreitungsgrenze gegen das süsse Wasser, was die Sterilität vielleicht bedingt. *Potamogeton nitens* ist wohl eine sterile Arthybride (*P. gramineus*  $\times$  *perfoliatus*). Was die Sterilität der zwei übrigen Arten bedingt ist nicht klar. *Utricularia neglecta* scheint überhaupt äusserst selten Früchte auszubilden. Die folgenden Pflanzen scheinen also im Gebiet *gänzlich auf eine Verbreitung durch vegetative Diasporen angewiesen* zu sein:

Zostera marina	I. minor	Die Wassermoose
Potamogeton nitens	Myriophyllum alterniflorum	
Elodea canadensis	Utricularia neglecta	Nitellopsis obtusa
Hydrocharis morsus-ranae	U. minor	
Lemna trisulca	Littorella uniflora	

2. Eine *spärliche Fruchtbildung* (bzw. Sporenbildung), die für die Verbreitung der Arten von geringer Bedeutung zu sein scheint, wurde bei den folgenden Arten notiert:

Potamogeton panormitanus	Butomus umbellatus	Utricularia intermedia
P. obtusifolius	Polygonum amphibium	
P. pusillus	Ranunculus circinatus	Nitella flexilis
P. gramineus	Myriophyllum verticillatum	
Ruppia spiralis	M. spicatum	

Das Urteil basiert sich hier, wie überhaupt in der Behandlung der Verbreitungsbiologie, auf die im Gebiet selbst gemachten Feststellungen. Eine Fernverbreitung der obigen Arten durch aus anderen Gebieten stammende Früchte ist zwar in der Theorie möglich, dürfte aber in der Tat auch von geringer Bedeutung sein.

3. Eine *reichliche Frucht- bzw. Sporenproduktion* trat bei den untenstehenden Arten auf. Bei den mit ! bezeichneten Arten waren alle oder fast alle Ind. fruchtend:

Sparganium minimum	Alisma Plantago-aquatica	Limosella aquatica !
S. simplex	Sagittaria sagittifolia	
Potamogeton filiformis	Nymphaea alba	Isoëtes lacustris !
P. pectinatus	Nuphar luteum	I. echinospora !
P. alpinus	Ranunculus confervoides !	
P. natans	R. obtusiflorus	Nitella Wahlbergiana !
P. praelongus	R. reptans	N. Nordstedtiana !
P. perfoliatus	Subularia aquatica !	Tolypella nidifica !
Ruppia rostellata !	Crassula aquatica !	Chara Braunii !
R. brachypus !	Callitriche verna !	Ch. canescens !
Zannichellia repens !	C. polymorpha !	Ch. tomentosa
Z. pedunculata !	C. autumnalis !	Ch. baltica
Z. major	Elatine Hydropiper !	Ch. aspera
Najas marina !	E. triandra !	Ch. fragilis

4. Die Fruchtbildung der folgenden Arten wurde im Gebiet nicht näher untersucht:

Scirpus parvulus (2?)	Juncus bulbosus	Utricularia vulgaris
Sc. acicularis (2?)	Ceratophyllum demersum	

Die beiden *Scirpus*-Arten blühen nur in emersem Zustande, *Sc. acicularis* öfter als *Sc. parvulus*. Die in hydroamphibiontischen Beständen möglicherweise eintretende Fruchtbildung dürfte jedenfalls für die Verbreitung der Arten von geringer Bedeutung sein. Die Blüten-F der drei übrigen Arten konnten nicht mehr nach der Blütezeit aufgesucht werden.

Die meisten der im Gebiet reichlich fruchtenden Arten wurden dort mit Früchten (bzw. Sporen) in der Drift angetroffen. Ausnahmen waren vor allem die hemerophilen, biotisch schwachen, vorwiegend innerhalb ausgedehnter Röhrichte lebenden Zwergamphiphyten *Subularia aquatica*, *Crassula aquatica*,

*Callitriche verna*, *C. polymorpha*, *Elatine triandra*, *Limosella aquatica*, *Nitella Wahlbergiana*, *N. Nordstedtiana* und *Chara Braunii* — sowie der nur als Geobiont fruchtende *Ranunculus reptans*, weiter die als fertil sich den erwähnten Zwergamphiphyten anschliessenden *Sparganium minimum* und *Sp. simplex*. Schliesslich wurde *Najas marina* nicht in der Drift gefunden — die Art ist ja auf völlig wellengeschützte, im Seichtwasser auch stromgeschützte, Standorte beschränkt. Die Arten mit im Gebiet spärlicher Fruchtbildung waren überhaupt nicht in der von mir beobachteten Drift als fruchtend vertreten.

*Schwimmvermögen der Früchte bzw. Samen.* Während das Schwimmvermögen der fruktifikativen Verbreitungsorgane vieler Landpflanzen recht eingehend untersucht wurde (vgl. EKLUND 1927, sowie die dort angegebene ältere Literatur) sind in dieser Hinsicht weniger Daten über die Wasserpflanzen vorhanden (z. B. in GUPPY 1892; RAVN 1894; FAUTH 1903; OHLENDORF 1907). Nähere Untersuchungen wurden über diese Frage nicht im Gebiet angestellt.

Die Früchte (bzw. Samen) einiger Arten schwimmen längere oder kürzere Zeit. Dieses gilt vorwiegend von Arten mit optimalem Auftreten in der Amphibiontenstufe (z. B. *Alisma*, *Sagittaria*) aber auch von einigen Arten des tieferen Wassers (*Potamogeton natans*, *P. perfoliatus*), deren Früchte jedoch nach einiger Zeit sinken. Dass die Früchte dieser Arten effektiv auch in tiefer gelegene Stufen verbreitet werden zeigen u. a. WESENBERG-LUNDS (1917, S. 62) Beobachtungen aus der Profundalzone. Dagegen sinken die Früchte von vielen der hier behandelten submersen Arten als losgelöst zu Boden. Die am Wuchsplatz sich loslösenden Früchte solcher Arten können demgemäss das Fortleben der Art an dieser Stelle sichern. Zur Fernverbreitung erhalten diese Arten recht gute Möglichkeiten durch die an losgerissenen, schwimmenden Sprossen haftenden Früchte, die manchmal erst während der Drift ausreifen.

Bei diesen Arten treten also neben den losgelösten Früchten auch ganze fruchttragende Sprosse als Diasporen (SERANDER 1927, S. 6) auf. Falls solche Flotteur-Sprosse längere Zeit in der Drift umhertreiben, können ihre beim Loslösen niedersinkenden Früchte (bzw. Samen) über ein grösseres Gebiet ausgestreut werden. Solche Flotteur-Diasporen wurden im Gebiet z. B. bei *Potamogeton pectinatus*, *Ruppia rostellata*, *Zannichellia repens*, *Z. pedunculata*, *Z. major*, *Ranunculus obtusiflorus* und *Elatine Hydropiper* beobachtet (s. auch S. 135). — Samen die  $\pm$  konstant leichter als das Wasser sind eignen sich natürlich nicht für die Besiedlung euhydrobiontischer Abschnitte.

Bei der Beurteilung des hydrochoren Verbreitungsvermögens der Früchte und Samen genügt es also nicht einfach das Schwimmvermögen der Früchte bzw. Samen selbst festzustellen, das Schwimmvermögen der in der Natur auftretenden grösseren fruktifikativen Diasporen der Hydrophyten (fruchtende Sprosse, ganze Ind.) muss auch festgestellt werden. Hierbei zeigt es sich,



das sehr viele der Arten mit schweren Früchten bzw. Samen solche Flottleur-Diasporen haben, die eine hydrochore Verbreitung der fruktifikativen Vermehrungsorgane sichern.

**Geokarpie.** Die Früchte (Samen) der meisten höheren Wasserpflanzen geraten als reif in das Wasser. Bei *Subularia aquatica* (THUNMARK 1931, S. 93) und *Ruppia brachypus* (an den exponierten Sandböden in AKi) tritt jedoch eine schwache Geokarpie auf, die Fruchtsiele biegen sich abwärts und die Wellen tragen zur Einbettung der Früchte bei. Im Standboden noch als fest-sitzend eingebettete Früchte kann man auch bei *Zannichellia pedunculata* und (an den Sandböden in AKi) *Z. major* antreffen. *Ruppia brachypus* und *Zannichellia major* dürften in ihrem Auftreten auf den stark exponierten, sonst  $\pm$  vegetationsarmen Sandböden in AKi durch diesen Umstand begünstigt sein.

**Keimpflanzen.** Da die Feldarbeiten vorwiegend im Spätsommer und Herbst ausgeführt wurden liegen recht wenige Beobachtungen über Keimpflanzen vor. Solche wurden im Gebiet bei *Sparganium minimum*, *Ruppia rostellata*, *R. brachypus*, *Zannichellia repens*, *Alisma Plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Nymphaea alba*, *Nuphar luteum*, *Ranunculus obtusiflorus* sowie bei den annuellen Arten angetroffen. Sporenkeimlinge wurden auch bei *Chara baltica* und *Ch. fragilis* gefunden.

**VEGETATIVE DIASPOREN.** 1. *Spezielle vegetative Diasporen.* Nur wenige unter den behandelten Arten bilden spezielle, für hydrochore Verbreitung angepasste vegetative Diasporen aus. Als solche sind vor allem die bei wenigstens einer *Butomus umbellatus*- Sippe auftretenden Brutknospen im Blütenstande zu erwähnen. Sie sind den an den *Butomus*-Rhizomen auftretenden Brutknospen recht ähnlich und dürften neben diesen und losgerissenen Rhizomteilen im Gebiet die hauptsächlichen Diasporen der Art sein.

Einige Arten besitzen die Fähigkeit in den oberen Teilen der aufrechten, fertilen Sprosse wagerechte oder abwärtsgerichtete *seitliche Sprossketten* auszubilden, die auch Wurzeln ausbilden können (w) und bei einigen Arten an ihrer Spitze Turionen ausbilden (t). Diese im Herbst ausgebildeten Seitensprosse sind recht spröde und geraten leicht in die Drift. Mit den aufrechten Wassersprossen werden sie sonst im Herbst — oder spätestens im Frühling — losgelöst. Sie traten in typischer Gestalt im Gebiet bei *Potamogeton filiformis* (wt), *P. pectinatus* (wt), *P. nitens* (wt), *P. perfoliatus* (wt) auf, aber auch an aufrechten (also zwecks Blüte angelegten) Sprossen von *Zostera marina* und *Ruppia spiralis*, hier erinnerte der Aufbau dieser Sprosse stark an den der Rhizome. Gewissermassen diesen Sprossen ähnlich sind die Sprossspitzen von *Myriophyllum spicatum* und *M. alterniflorum*, von denen Wurzeln auswachsen wobei gleichzeitig die Blätter der unteren Teile dieser Sprosse abfallen und die Sprosse spröde werden.

Diasporen von diesem Typus waren in der Herbstdrift teilweise recht gewöhnlich. Nur bei *Zostera* traten solche Sprosse selten auf. Die Sprosse sind bei kälterer Temperatur vom spez. Gewicht des Wassers oder etwas schwerer. Besonders an den seicht abfallenden Böden in AKa traten solche Lateralsprossketten-Diasporen im Spätherbst recht regelmässig auf.

Die am überwinternden basalen Teil der Sprossachse von *Ranunculus obtusiflorus* angelegten seitlichen, beblätterten Überwinterungssprosse sind auch spröde und werden leicht abgerissen, wobei sie als Diasporen Dienst leisten können.

2. *Wasserturionen*. Die mit im Wasser gelegenen Turionen überwinternden Arten besitzen dem Anschein nach in ihren Turionen recht gute vegetative Diasporen. Im Gebiet treten Wasserturionen bei den folgenden Arten auf (dazu wie erwähnt bei den oben mit (t) bezeichneten, Lateralsprossketten-Diasporen ausbildenden Arten):

Potamogeton panormitanus	Hydrocharis Morsus-ranae	(U. intermedia)
P. obtusifolius	Myriophyllum verticillatum	U. minor
P. pusillus	Utricularia vulgaris	
(P. alpinus)	U. neglecta	

Bei einigen dieser Arten (wenigstens *Potamogeton obtusifolius* und *Hydrocharis*, oft auch *Myriophyllum verticillatum*) sind die Turionen schwerer als das Wasser und können dann nur als an Flotteur-Sprossen haftend in der Drift vorkommen. Da aber fast alle diese Arten (Ausnahme: *Potamogeton panormitanus*) im Gebiet fast gänzlich auf vollgeschützte Standorte innerhalb der Röhrichte beschränkt sind können Diasporen von diesen Standorten aus nicht hydrochor in grösserer Menge in die Drift geraten, wohl aber aus den dort mündenden Wasserläufen.

3. *Unveränderte Wassersprosse oder ganze Individuen*. Während es bei den höheren Landpflanzen nur selten vorkommt, dass losgerissene Assimilationssprosse längere Zeit weitervegetieren können (z. B. sukkulente Bodenläufer) — woran die stark erschwerte Wasserversorgung Schuld ist — spielen bei den höheren Wasserpflanzen im Gegenteil  $\pm$  unveränderte vegetative Sprosse (oder Individuen) als Diasporen eine sehr bedeutende Rolle — bei ihnen fallen ja die Wasserversorgungsschwierigkeiten völlig aus. Um als Diasporen Dienst leisten zu können müssen diese Sprosse annähernd das spez. Gewicht des Wassers haben oder — falls sie leichter als dieses sind — an solche Standorte gelangen, wo sie nicht von dem Wellengang an das Ufer ausgeworfen werden.

Zu dieser Gruppe gehören erstens die im Gebiet gänzlich oder zu bedeutendem Teile *pleustophytisch lebenden Arten*:

( <i>Elodea canadensis</i> )	<i>Ceratophyllum demersum</i>	<i>U. minor</i> (2)
<i>Hydroch. Morsus-ranae</i> (2)	( <i>Ranunculus circinatus</i> )	
<i>Lemna trisulca</i>	<i>Utricularia vulgaris</i> (2)	Die losen Wassermoose
<i>L. minor</i>	<i>U. neglecta</i> (2)	

Da bei diesen Arten im Gebiet eine fruktifikative Verbreitung gänzlich oder grösstenteils fehlt sind sie  $\pm$  völlig auf die Verbreitung durch vegetative Diasporen angewiesen. Die Meso- und Benthopleustophyten haben hierbei etwa das spez. Gewicht des Wassers. Die Akropleustophyten *Hydrocharis* und *Lemna minor* sind an völlig wellengeschützte Standorte gebunden (was aber auch für die untergetauchten Arten grösstenteils zutrifft).

Bei einer bedeutenden Zahl von Hydrorhizophyten spielen *durch mechanische Einwirkungen* (Wellen, Strom, Tiere, Kulturtätigkeit) *losgerissene Sprosse als Diasporen* eine Rolle. Im Gebiet wurde dieses bei den folgenden Arten beobachtet (bei den mit ! bezeichneten scheint die dortige Neubesiedlung fast ausschliesslich in dieser Weise zustandezukommen):

<i>Zostera marina</i> !	<i>Scirpus parvulus</i> !a	<i>C. polymorpha</i>
<i>Potamogeton nitens</i> (!)	<i>Sc. acicularis</i> !a	<i>Myriophyllum verticillatum</i>
<i>P. praelongus</i>	<i>Polygonum amphibium</i> !a	<i>M. spicatum</i>
<i>P. perfoliatum</i>	<i>Ranunculus obtusiflorus</i> (a)	<i>M. alterniflorum</i>
<i>Ruppia spiralis</i> !	<i>R. reptans</i> !a	<i>Littorella uniflora</i> !
<i>Zannichellia major</i>	<i>Callitriche verna</i>	

Die Sprosse aller dieser Arten (mit Ausnahme des schwimtblättrigen *Polygonum amphibium*) steigen im Sommerhalbjahr als losgerissen an die Oberfläche hinauf, wobei sie vom in den Interzellularräumen vorhandenen Gas getragen werden. Meistens werden zu dieser Zeit die schwimmenden Sprosse recht bald an Land getrieben, wobei nur einige zu amphibischem Leben angepasste Arten (a) sich unter günstigen Umständen einwurzeln können. Dagegen gehen die Sprosse der Mehrzahl der Arten hierbei zu Grunde.

Man findet aber nicht selten, besonders unterhalb des Bereiches des Wellenganges, allochthone, an der Bodenvegetation lose angehakte Individuen einiger der oben erwähnten Arten. Besonders wurde dieses im Gebiet bei *Zostera marina*, *Ruppia spiralis* und *Scirpus acicularis* beobachtet. Diese Sprosse sollen natürlich wo es nur möglich ist von den autochthonen, wurzelnden Sprossen auseinandergehalten werden (vgl. LUTHER 1950a, S. 25). Eine genauere Untersuchung der Wurzeln zeigt meistens deutlich an, ob sich das Individuum am Fundort nur lose angehakt hatte (ältere Wurzeln  $\pm$  übel mitgenommen, jüngere — falls vorhanden — ohne Erdpartikel) oder dort eingewurzelt gewachsen war (Erdpartikel zwischen den Wurzelhaaren). Bei *Ruppia spiralis* sind dazu die Rhizome der pleustonisch angehakten Ind. knickig hin und her gebogen, weil sie, nachdem sie von Wasserströmungen



umgewälzt wurden, stets wieder in wagerechter Lage auszuwachsen versuchen.

Die Bedeutung der losen Sprosse der submers lebenden Gefäßpflanzen (sowohl Rhizophyten wie Pleustophyten) als Diasporen ist in hohem Grade von ihrem spezifischen Gewicht abhängig, das wie erwähnt durch die in den Interzellularen der Diaspore vorhandene Gasmenge geregelt wird. Die mit dem Wechsel dieses Gasgehaltes und der Ansiedlung solcher treibender Diasporen verknüpften Umstände sind noch kaum untersucht. Der Gasgehalt und das spez. Gewicht stehen offenbar in Zusammenhang mit der Assimilationsintensität der Pflanze. Im Herbst, wenn die Assimilation infolge des verminderten Lichtzuganges abnimmt, nimmt auch die Gasmenge ab. Das spez. Gewicht nimmt infolgedessen zu und die losen Sprosse sinken im Wasser hinab. Dasselbe scheint auch im Sommer bei solchen Sprossen der Fall zu sein, die längere Zeit umhergetrieben sind.

Wie erwähnt sind die im obigen Verzeichnis mit ! bezeichneten Arten im Gebiet fast ausschliesslich auf eine Neubesiedlung durch solche Diasporen angewiesen. Von diesen Arten sind *Zostera marina*, *Ruppia spiralis* und *Littorella uniflora* im Gebiet fast gänzlich auf Standorte mit  $\pm$  zirkulierendem Wasser beschränkt, stellenweise kommen sie sogar an recht stark wellenexponierten Standorten vor. Sogar an solchen exponierten Standorten bewähren sich also losgerissene Sprosse als Diasporen. Sicherlich kommt solchen Sprossen auch bei der Neubesiedlung vieler anderer Hydrophyten eine weit grössere Bedeutung zu, als von vorneherein angenommen werden könnte.

4. Mit den oben genannten Arten dürfen nicht die folgenden vereinigt werden, deren losgerissene Sprosse zwar in der Drift gefunden werden (teilweise sogar oft), jedoch nur als *Flotteure der Früchte oder Samen* der Verbreitung nützlich zu sein scheinen:

<i>Ruppia rostellata</i>	<i>Ranunculus confervoides</i> (?)	<i>E. triandra</i>
<i>R. brachypus</i>	<i>Subularia aquatica</i>	<i>Limosella aquatica</i>
<i>Zannichellia repens</i> (3?)	<i>Callitriche autumnalis</i>	
<i>Z. pedunculata</i>	<i>Elatine Hydropiper</i>	<i>Isoëtes lacustris</i>

Zu dieser Gruppe sind auch die losgerissenen Characeensprosse zu rechnen (vor allem die von *Tolypella nidifica*, *Chara baltica*, *Ch. aspera*). Da sie aber kein Gas enthalten und entweder annähernd das spez. Gewicht des Wassers haben oder noch schwerer sind können sie nicht als Flotteure, sondern eher als Träger der an ihnen haftenden Sporen oder Bulbillen bezeichnet werden.

5. Besonders infolge der Eiserosion aber auch infolge mechanischer Einwirkungen während des Sommerhalbjahres können Rhizomstücke und Überwinterungsknollen der Rhizome von z. B. *Potamogeton*-Arten, *Sagittaria*



*sagittifolia*, *Butomus* und *Nuphar* in die Drift geraten. Sie enthalten als Regel so viel Gas, dass sie sich nicht in einer der Art passenden Tiefenstufe ansiedeln können. Sie werden entweder auf dem Strande ausgeworfen oder in Driftanhäufungen eingeschwemmt, wo sie zur Ausbildung der ephemären Vegetation beitragen können. Wo aber grössere Bodenstücke am Eise anfrieren und mit ihm verfrachtet werden, können im Boden eingebettete Rhizomteile die Pflanze verbreiten. In dieser Weise sind vermutlich die isoliert in tieferem Wasser gelegenen Bestände von *Butomus umbellatus* und *Polygonum amphibium* entstanden, ebenso in grösserer Tiefe isoliert auftretende Büten von *Phragmites communis*.

### Die Verbreitungsagenzien.

In dem ursprünglichen Arbeitsplan waren auch genauere Untersuchungen über die Verbreitungsagenzien vorgesehen. Infolge der Zeitverhältnisse mussten aber diese Pläne aufgegeben werden, weshalb ich mich hier auf gelegentlich gemachte Beobachtungen beschränken muss.

DIE HYDROCHORE VERBREITUNG. Wo das Wasser als Verbreitungsagens der Gefässpflanzen in der Literatur behandelt wurde, ist die Darstellung, soweit ich gefunden habe, stets der Oberflächendrift gewidmet (z. B. SERNANDER 1901; ULVINEN 1937, S. 94). Handelt es sich um die Verbreitung der Landpflanzen (hierbei oft speziell der Uferpflanzen) so ist dieses ganz natürlich, da ja nur gut schwimmende Diasporen eine Aussicht haben auf den Strand hinauf geworfen zu werden. Bei den Wasserpflanzen, besonders den euhydrobiontischen Pflanzen, besitzen aber permanent so ausgerüstete Diasporen im Gegenteil die geringsten Möglichkeiten zur Besiedlung von Standorten, die den Pflanzen als Lebensort passen. *Den Euhydrophyten sind dagegen Diasporen, die entweder das spez. Gewicht des Wassers besitzen (bzw. erhalten) oder schwerer als das Wasser sind als Verbreitungsorgane nützlich.* Im letzteren Falle sitzen die Diasporen (Früchte, Samen, Turionen) oft schwimmenden Flotteuren an, die dann als umhertreibend Diasporen über eine grössere Fläche ausstreuen können. Bei der Untersuchung der hydrochoren Verbreitungsmöglichkeiten der Hydrophyten müssten wir also neben der verhältnismässig leicht fassbaren Oberflächendrift auch die von tiefer gelegenen Wasserschichten vermittelte Drift beachten. Eine direkte Untersuchung dieser Tiefendrift ist viel schwerer, weil sie ja nicht von der Oberfläche aus sichtbar ist und mit speziellen Geräten untersucht werden muss.

Indirekt können wir aber das Vorhandensein dieser Tiefendrift — bzw. Bodendrift — dadurch feststellen, dass wir am äusseren Rande ausgedehnterer Röhrichte einen submersen Bodendriftwall auffinden, der — ebenso wie die am Strande ausgeworfenen Driftwälle — sich gewissermassen zur Analyse

des von der Bodendrift mitgeführten Driftmaterials eignet. Dieses ist besonders dort der Fall, wo trichterartige Einschnitte im äusseren Röhrichtrande als Diasporenfallen dienen und die Bodendrift aufsammeln. Über das Vorhandensein eines solchen Bodendriftwalles habe ich in der Literatur keine Angaben gesehen.

Meine Beobachtungen über diesen *Röhrichtrand-Driftwall* beschränken sich bisher fast nur auf das Resultat der Harkenfänge, weshalb hier nur einige orientierende Angaben veröffentlicht werden können. Ausserhalb des Röhrichtrandes findet man in der inneren Hälfte des Gebietes — wo die Böden nicht steiler absinken — licht ausgestreute Rohrhalmreste auf dem Boden. Am äusseren Röhrichtrande häufen sich diese Reste oft zu einem manchmal bis 10 cm dicken Wall. In diesem Wall und in seiner unmittelbaren Nähe treten einige submerse Arten mit bedeutend höherer Frequenz und Abundanz auf. Im vorliegenden Zusammenhange interessieren uns besonders die folgenden Arten, die alle Diasporen besitzen, die das spez. Gewicht des Wassers haben oder schwerer sind:

<i>Elodea canadensis</i>	<i>Callitriche autumnalis</i>	<i>Fontinalis antipyretica</i>
<i>Lemna trisulca</i>	<i>Myriophyllum spicatum</i>	
<i>Ceratophyllum demersum</i>	<i>Utricularia neglecta</i>	<i>Nitellopsis obtusa</i>
<i>Ranunculus circinatus</i>		<i>Cladophora aegagropila</i>

Die Ausbreitungsverhältnisse dieser Arten zeigen deutlich an, dass sie mit der tieferen Drift verbreitet und am äusseren Röhrichtrande angehäuft werden. Hierbei sind die spärlichen Vorkommnisse — die wenigstens zum Teil Neubesiedlungen andeuten — von grösserer Beweiskraft als die bei einigen Arten ab und zu hier vorkommenden Massenbestände (z. B. *Ceratophyllum*).

In der äusseren Hälfte des Gebietes ist die tiefere Drift schwerer festzustellen weil dort diese Drift auffangende Röhrichte fehlen und die stärkere Wellentätigkeit diese Drift am Strande auswirft, wie z. B. in AKa wo die zur Bodendrift gehörenden Characeen recht regelmässig in den Driftwällen des Strandes vertreten sind (vgl. auch LUTHER 1948c, S. 274).

Aus dem Abschnitt über die Ausbildung von Diasporen geht hervor, dass fast alle untersuchten Arten Diasporen ausbilden, die einer hydrochoren Verbreitungsweise recht gut angepasst sind. Hier sollen die Möglichkeiten der Diasporen die verschiedenen Teile des Gebietes zu erreichen geprüft werden. Infolge der Topographie des Gebietes kommen nur 2 Hauptrichtungen in Frage: 1. auswärts = südwärts und 2. einwärts = nordwärts. Dazu soll aber die Verbreitungsmöglichkeit quer durch den Röhrichtsaum (uferwärts oder auswärts vom Ufer) kurz erwähnt werden.

1. *Auswärts gerichtete Verbreitungsmöglichkeit.* Wie in der Schilderung

der Hydrologie erwähnt wurde zieht im Gebiet ein Oberflächenstrom von etwas ausgesüstem Wasser auswärts. Dieser Oberflächenstrom tritt besonders im Winter unter dem Eise deutlich zu Tage. *Er gewährt den Süßwasserpflanzen des Gebietes die Möglichkeit mit ihren Diasporen auch die äusseren Teile des Schärenhofs zu erreichen.* Belege einer solchen Diasporenverbreitung habe ich jedoch nur zufällig angetroffen (Streufunde von: *Lemna trisulca* in ISb, *Butomus umbellatus* in AKa, *Ceratophyllum demersum* in AS), wobei aber zu bemerken ist, dass diese Teile des Gebietes nicht während der günstigsten Diasporenverbreitungszeit besucht wurden. Mit Verbreitungsschwierigkeiten in dieser Richtung ist in Bezug auf die Oberflächendrift nicht zu rechnen, möglicherweise aber in Bezug auf die tiefere Drift von PW, die ja auf dem Wege auswärts wenigstens zeitweise an der seichten Schwelle bei Ekenäs vom hinaufgepressten, salzigeren, einwärtsziehenden Gegenstrom aufgestaut werden kann. Keine der hier verlaufenden Aussengrenzen dürfte aber einzig durch diesen Umstand bedingt sein.

Die auswärts ziehende Drift dürfte in PW in Bezug auf die Pflanzen der Stufe oberhalb 1,8—2,0 m Tiefe in recht hohem Grade aus den Süßwasserzuflüssen rekrutiert sein, weil die ausgedehnten Röhrichte ja eine auswärts gerichtete Drift von den Ufern von PW aus erschweren. Als Beispiel der auswärts ziehenden Oberflächendrift mag die folgende, 1 km ausserhalb der Svartå-Mündung bei Gumnäs am 10. 8. 1945 gemachte Aufzeichnung dienen (Windstille, Geschwindigkeit des auswärts gerichteten Stromes 7 m/min., beobachtete Strecke 2 m breit, Beobachtungszeit 10 min.):

- Potamogeton panormitanus*, 1 kleines Ind.
- P. natans*, 1 Wassersprossspitze ohne Schwimmblätter
- P. praelongus*, 1 ganzer Wasserspross mit Rhizomstück
- P. perfoliatus*, 1 Wassersprossspitze
- Sagittaria sagittifolia*, 1 Laubspross mit 5 Luftblättern
- Scirpus silvaticus*, 2 Fruchtstände
- Sc. acicularis*, etwa 50 ster. »Ind.»
- Ceratophyllum demersum*, 1 Spross
- Ranunculus confervoides*, 1 Wassersprossspitze mit Früchten
- R. reptans*, zahlreiche Sprosse
- Sedum acre* 1 Spross
- Elatine Hydropiper*, 15 »Ind.», grösstenteils mit Früchten
- Utricularia vulgaris*, 1 Sprossspitze, 4 cm lang.

2. *Einwärts gerichtete Verbreitungsmöglichkeit.* Dem Anschein nach könnte der oben erwähnte auswärts ziehende Oberflächenstrom eine einwärts gerichtete Drift verhindern. Bei steigendem Wasserstande, besonders bei SW-Sturm, wird aber der Oberflächenstrom umgekehrt. Dass er dann auch Diasporen aus den äusseren Teilen weit einwärts verfrachten kann geht aus



einigen von mir gemachten Driftbeobachtungen hervor. *Zostera marina* erreicht als erste Art beim Einwärtsgehen im Gebiet als wurzelnd ihre Innengrenze im mittleren Teil von AS. In der Drift wurde die Art aber noch im Vitsandssund zwischen ISe und KZ angetroffen. Den besten Beweis für diese Verbreitungsmöglichkeit liefern aber zahlreiche Funde von losen *Fucus*-Büschelein, die während eines harten SW-Sturmes 21. 8. 1946 an vielen Hindernissen vorbei den inneren Teil von PW erreichten, obwohl *Fucus vesiculosus* als Haptophyt schon im Vitsandssund seine Innengrenze erreicht. Die hier erwähnten Beispiele zeigen, dass die einwärts ziehende Drift die Pflanzen des Meeressaumes in genügendem Grade einwärts verbreiten kann.

3. Verbreitungsmöglichkeit quer durch die Röhrichte. Die Einwirkung der dichten und teilweise sehr ausgedehnten Röhrichte der inneren Hälfte des Gebietes auf die hydrochore Diasporenverbreitung ist verschiedenartig je nach der Richtung der Drift und dem spez. Gewicht der Diasporen.

An der Oberfläche schwimmende Diasporen können im Frühling, nach dem Abbruch der vorjährigen und vor dem Aufwachsen der neuen Rohrhalme recht unbehindert sowohl uferwärts wie auswärts vom Ufer verfrachtet werden. Dagegen ist die Bodendrift auch zu dieser Zeit kaum in grösserem Ausmasse quer durch die Röhrichte möglich, weil die vorjährigen Rohrhalme grösstenteils in der Nähe der Oberfläche abbrechen und die zu dieser Zeit vorhandene submerse »Bürstenmatte« der vorjährigen Rohrstummel die Drift verhindern. Hierdurch wird einerseits eine uferwärts geschehende Besiedlung der Meso- und Benthopleustophyten erschwert (nicht aber die Besiedlung der in lichterem Röhricht gedeihenden *Littorella uniflora*), andererseits aber auch ein Auswärtstreiben schon in Ufernähe vorhandener Bestände dieser Pleustophyten verhindert.

Im Sommer und Herbst erschweren die Röhrichte — besonders wo sie dicht sind — die quer zur Uferlinie verlaufende Drift. Hierbei sind die Möglichkeiten einer uferwärts geschehenden Drift von der Röhrichtdichte und der Exposition des Standortes abhängig. Dass auch verhältnismässig dichte und breite Röhrichte, falls sie in etwas exponierter Lage gelegen sind, nicht eine solche uferwärts gerichtete Drift verhindern können sah ich in PW Åminne. Die Flussmündungsdrift enthielt am 16. 9. 1945 Mohrrübenblätter in grosser Menge, die vom waltenden NW-Wind in die 50—60 m breiten Röhrichte des Åminneufers hineingetrieben wurden. Am 16. 9. kamen im Uferwasser innerhalb der Röhrichte keine Mohrrübenblätter vor, wohl aber am 17. 9. Dass die Bodendrift dagegen viel schwerer den Röhrichtgürtel uferwärts durchqueren kann wurde schon erwähnt. Auch die vom Ufer auswärts gerichtete Drift kann kaum einen breiteren Röhrichtgürtel durchqueren weil die Ufer bei in dieser Hinsicht geeigneten Windrichtungen auf der Lee-seite gelegen sind, so dass kein die Drift tragender Wellengang entstehen kann.



Wir sehen also, dass die an das Uferwasser und den inneren Teil der Röhrichtstufe gebundenen Arten von den in der inneren Hälfte des Gebietes gelegenen Standorten aus schwerlich durch die Röhrichtstufe hindurch (vom Frühling abgesehen) hydrochor neue Standorte besiedeln können. Eine solche Neubesiedlung dürfte als Regel durch Diasporen aus der Flussmündungsdrift bzw. der aus den äusseren Teilen des Gebietes kommenden Drift geschehen. Von den wenigen röhrichtlosen Uferabschnitten in KZ—PW geraten aber Diasporen der dort vorkommenden Arten natürlich leicht in die Drift.

**DIE ZOOCHORE VERBREITUNG.** Die hier verwandte Methode die Verbreitungsbedingenden Standortsfaktoren Faktor für Faktor zu untersuchen geht von der Voraussetzung aus, dass sämtliche Arten die Möglichkeit gehabt haben alle Teile des jeweils behandelten Gebietes zu besiedeln. In einem zusammenhängenden Gewässersystem können die Möglichkeiten einer hydrochoren Besiedlung in den jeweils vorhandenen Richtungen festgestellt werden. Dagegen entzieht sich wenigstens bis auf weiteres die zoochore (wohl vorwiegend ornithochore) Verbreitung in grossem Ausmasse einer in der Natur geschehenden Untersuchung ihrer tatsächlichen Bedeutung für die Ausbildung der Verbreitungsareale der höheren Wasserpflanzen. Hierdurch verlieren viele der regional ausgeführten ökologischen Untersuchungen von Gewässern, die nicht in offener Verbindung mit einander stehen, bedeutend an Wert. Ein in einer solchen Untersuchung nachgewiesenes Vorkommen einer Pflanze kann als positiver Befund ausgewertet werden. Das Fehlen einer Pflanze sagt aber erst dann aus, dass die Verhältnisse ihr nicht passen, wenn es festgestellt werden kann, dass ihre Diasporen zum Gewässer wirklich verbreitet werden.

Zwischen Seen ohne geeignete offene Wasserverbindung mit einander dürften wenigstens die allermeisten höheren Wasserpflanzen (Hydrophyten) sich, infolge der Beschaffenheit ihrer Diasporen, wohl nur durch Vermittlung der Wasservögel verbreiten können. P. PALMGREN (1936, S. 35) hat gezeigt, dass auf Åland in Seen von verschiedenem Typus (Topographie, Trophie, Vegetation) recht verschiedenartige Vogelbestände vorkommen. Er unterscheidet *Nyroca*-, *Podiceps*- und *Colymbus*-Seen. Die Vogelfauna der *Nyroca*- und *Colymbus*-Seen ist dort weitgehend verschiedenartig. Die meisten der für die eutrophen, vegetationsreichen *Nyroca*-Seen charakteristischen Wasservögel wurden kein einziges Mal von P. PALMGREN in den vorwiegend oligo-dystrophen *Colymbus*-Seen angetroffen, die für diese Seen typischen Arten wiederum nicht in den *Nyroca*-Seen; über längere Zeit sich erstreckende Dauerbeobachtungen wurden jedoch nicht von ihm angestellt. Ähnliche, aber weniger schroffe Unterschiede wurden in Finnland von O. KALELA (1938, S. 274) und SOVERI (1940, S. 48) verzeichnet (vgl. auch v. HAARTMAN

1945, S. 22). Die Ergebnisse dieser Untersuchungen zeigen, dass man nicht ohne weiteres mit einer völlig gleichmässig verteilten Möglichkeit der Wasserpflanzen sich ornithochor von einem Gewässer nach umgebenden, trophisch verschiedenartigen Gewässern zu verbreiten rechnen darf. Neben Beobachtungen über eine tatsächliche epizoische oder endozoische Diasporenverbreitung müssten auch solche über die Besuchsfrequenz der in Gewässern bestimmter Art heimischen Vögel in Gewässern anderer Art gemacht werden. P. PALMGREN (1936, S. 46) hebt hervor, dass in der Biotopwahl der Vögel »rein instinktmässige psychologische Faktoren mitspielen können«. Demnach haben die für ein bestimmtes Biotop abgestimmten Vögel in den Gewässern von diesem Typ eine viel grössere Besuchsfrequenz als in physiognomisch abweichenden Gewässern. Die Möglichkeit einer ornithochoren Verbreitung der Hydrophyten zu Gewässern vom selben Typus ist also grösser als die der Verbreitung zu andersartigen Gewässern. Es gibt jedoch auch einige verhältnismässig eurytope Wasservögel (z. B. *Anas platyrhynchos*). Natürlich ist es aber möglich, dass die Besuchsfrequenz auch in den fremden Gewässern gross genug ist um eine Ansiedlung der Hydrophyten zu ermöglichen. Hierüber wissen wir noch nichts. Bei der Beurteilung der Besuchsfrequenz der Wasservögel in Gewässern verschiedener Art für die Verbreitung der Wasserpflanzen muss man sich natürlich auf die Zeit beschränken, in welcher die Pflanze für eine ornithochore Verbreitung geeignete Diasporen ausgebildet hat. Für die meisten Pflanzen ist dieses im Spätsommer und Herbst sowie im Frühling der Fall, also zu einer Zeit in der die Beweglichkeit der Vögel grösser ist als zur Brütezeit.

Aus der Darstellung der hydrochoren Verbreitungsmöglichkeiten im Gebiet geht hervor, dass bei allen Arten Möglichkeiten einer hydrochoren Diasporenverbreitung vorhanden sind, obschon sie bei einigen Arten geringer sind, als es bei den meisten der Fall ist. Keine einzige Art ist also dort völlig auf zoochore Verbreitung der Diasporen angewiesen. Da aber doch in einigen Fällen eine zoochore (ornithochore) Verbreitung offenbar eine Rolle spielt soll diese Verbreitung hier kurz erwähnt werden, obschon über sie keine exakten Daten aus dem Gebiet vorliegen.

Zoochor können im Gebiet Diasporen der Wasserpflanzen mit Wasservögeln (epizoisch und endozoisch) und mit weidendem Vieh (wohl nur epizoisch) — sowie amphibischen Säugetieren — verbreitet werden. Direkte Beobachtungen über zoochore Diasporenverbreitung habe ich im Gebiet nur in einem Falle gemacht: schwimmende Früchte von *Sparganium ramosum* klebten den Beinen weidender Kühe an und waren nach einer halben Stunde noch nicht abgefallen.

Auffallenderweise ist über die eventuelle Rolle der Fische bei der Diasporen-

verbreitung der Hydrophyten fast nichts bekannt (vgl. jedoch A. LUTHER 1901, S. 79).

Die im Gebiet wahrnehmbaren indirekten Anzeichen einer zoochoren Diasporenverbreitung können in vier Gruppen eingeteilt werden.

1. Die stärker ausgesüßten Felsentümpel im äusseren Schärensaume (MZ—AS) und die isolierten Lagunen (AK, AS). Die süßes oder fast süßes Wasser enthaltenden Felsentümpel sind grösstenteils so hoch gelegen, dass eine hydrochor durch die Meeresdrift rekrutierte Verbreitung nach ihnen ausfällt. Dazu dürften die in ihnen vorhandenen Süßwasserarten in der Meeresdrift dieser Gegend weniger gewöhnlich sein. Sie gehören aber zum Teil zu den deutlich ornithochor verbreiteten Arten. Dasselbe gilt für die Lagunen. Sicherlich ornithochor nach diesen isolierten Standorten verbreitet sind *Potamogeton natans*, *Lemna minor*, *Utricularia neglecta*, *Chara fragilis*. Mit den Vögeln können aber von den Tümpeln aus Diasporen dieser Arten in das Meer verfrachtet werden (z. B. *Lemna minor*).

2. Isolierte Vorkommnisse — vorwiegend innerhalb grosser Röhrichte — die eine hydrochore Verbreitung stark erschweren: *Potamogeton pusillus*, *Hydrocharis Morsus-ranae*, *Lemna minor*.

3. Vereinzelte Vorkommnisse, die in der Nähe von durch Landengen von ihnen abgetrennten grösseren Vorkommnissen gelegen sind, wobei eine zoochore Besiedlung über diese Landenge wahrscheinlicher erscheint als eine hydrochore aus grösserer Entfernung. Hierbei kann die Verbreitung sowohl durch Wasservögel wie durch weidendes Vieh stattfinden. Das letztere ist bei PW Bagby der Fall, wo *Juncus bulbosus* (und *Utricularia vulgaris*) in dieser Weise auftreten. Andere klare Beispiele solcher Verbreitung sind im Gebiet nicht sichtbar.

4. *Die Vegetation der Nistplätze der Wasservögel.* In den ausgedehnten Röhrichten des innersten PW (zwischen Gumnäs und Skuru) wurden an 18 F etwa 2—10 m<sup>2</sup> umfassende Lichtungen mit 0,1—0,6 m Wassertiefe gefunden, die Nistplätze von Wasservögeln waren. Die umgebenden Röhrichte waren als Regel so dicht, dass eine hydrochore Diasporenverbreitung durch sie zu den Lichtungen recht ausgeschlossen schien. Die Vegetation dieser Lichtungen wich stark von der andersartiger Lichtungen ab. Völlig submerse Wasserpflanzen waren in ihnen äusserst selten vorhanden, meistens kamen sie dann auch in der Nahumgebung vor: *Utricularia vulgaris* an 2 F (an 1 F auch in der Nahumgebung), *Myriophyllum verticillatum* 1 F (auch in der Nahumgebung). Dasselbe gilt auch für *Hydrocharis Morsus-ranae*: 5 F (4 F). In Bezug auf diese Arten sagen die Funde nichts über die Verbreitungsweise der Arten aus, ebenso kaum in Bezug auf die hier vorwiegend geobiontisch auf den schwimmenden Nistplätzen auftretenden *Utricularia intermedia*: 9 F (an 6 auch in der Nahumgeb.) und *U. minor* 6 F (3). Dagegen schienen *Scirpus acicularis*:



12 F, davon 9 fertil (an keinem F in der nächsten Umgebung), *Sparganium minimum*, *Ranunculus reptans* und *Lemna minor*: je 4 F (0) sowie *Alisma Plantago-aquatica* und *Hippuris vulgaris*: je 3 F (0) Zeugen einer ornithochoren Diasporenverbreitung zu sein. Die Vegetation dieser Nistplatzlichtungen erhielt aber ihr Gepräge durch die beträchtliche Menge der dort vorkommenden geobiontischen Uferpflanzen, die sonst in den inneren Teilen der Röhrichte weitgehend fehlten. Auf den insgesamt 18 Untersuchungsflächen wurden die folgenden Gefäßpflanzen an solchen isolierten Vogelnistplätzen angetroffen (eingeklammert die Zahl der F wo die Art auch sonst auf der Untersuchungsfläche vorkam): *Lycopus europaeus* 18 F (2), *Scirpus mamillatus* 14 (0), *Agrostis stolonifera* 11 (1), *Cicuta virosa* 11 (1), *Cardamine pratensis* 10 (1), *Potentilla palustris* 10 (2), *Galium palustre* 10 (3), *Lythrum Salicaria* 9 (2), *Myosotis palustris* 8 (0), *Rumex aquaticus* 8 (1), *Carex diandra* 7 (1), *Scutellaria galericulata* 6 (0), *Sparganium ramosum* 5 (1), *Filipendula Ulmaria* 4 (0), *Lysimachia vulgaris* 4 (0), *L. thyrsiflora* 3 (0), *Carex rostrata* 3 (0), *Scirpus lacustris* 2 (0), *Polygonum Hydropiper* 2 (0), *Peucedanum palustre* 2 (0) sowie an je 1 (0) F: *Carex fusca*, *C. aquatilis*, *Acorus Calamus*, *Polygonum minus*, *Caltha palustris*, *Barbarea vulgaris*, *Stachys palustris*, *Pedicularis palustris*, *Bidens tripartitus*. Sicherlich wurden in den meisten Fällen diese Pflanzen ornithochor zu den Nistplatzlichtungen verbreitet und sind somit Zeugen der andererseits schwer nachweisbaren Verbreitung durch Vögel. Dagegen traten an den Nistplätzen an je 1 (0) F *Dryopteris spinulosa*, *Epilobium palustre* und *Cirsium lanceolatum* auf, bei denen eine anemochore Verbreitung nicht ausser Verdacht steht.

Nicht nur als direkte Träger der Diasporen dienen die Tiere der Verbreitung der Wasserpflanzen. Wie bereits erwähnt wurde reissen sowohl die Wasservögel wie das weidende Vieh (und Fische) Sprosse los, die dann hydrochor verbreitet werden.

Die Verbreitung durch den menschlichen Verkehr spielt sicherlich in Bezug auf die Wasserpflanzen im Gebiet eine geringe Rolle. Die isolierten F von *Glyceria maxima* und *Acorus Calamus* in KZ Ekenäs gegenüber (beide Arten hören sonst in der Mitte von PW auf) können aus Diasporen entstanden sein, die mit Holzflößen von PW Skuru Malmholmen aus verschleppt wurden. Der Sammelplatz für Holzflöße bei Malmholmen grenzt an Bestände dieser beiden Arten. *Ranunculus circinatus* kommt in Tvärminne auffallenderweise nur in solchen Wieken vor, die bis in die jüngste Zeit rege Verkehrsverbindungen mit Ekenäs hatten, wo *R. circinatus* im Hafen vorkommt. Ich habe mehrmals Sprosse von Wasserpflanzen eingekeilt zwischen Bugeisen und Bug von Motorbooten gefunden, u. a. einmal *R. circinatus*. Auch wickeln sich oft Sprosse der Wasserpflanzen um die Schraubenachsen der Motor-



boote. Schliesslich liegt in einigen Fällen eine Verschleppung mit Untersuchungsmaterial der Biologen nicht völlig ausser Verdacht: bei *Potamogeton obtusifolius* im Heimathafen von BORGSTRÖM (1930) in PW Bagby und bei *Chara fragilis* (und vielleicht *Ranunculus circinatus*) bei der Zoologischen Station in Tvärminne. Freilich liegen in keinem der hier erwähnten Fälle direkte Belege einer solchen Verbreitung vor.

### Die Überwinterungsbiologie.

Die tatsächlichen Überwinterungsverhältnisse der höheren Wasserpflanzen dürften jedenfalls in Nordeuropa noch recht ungenügend bekannt sein. Untersuchungen im Felde sind im Winterhalbjahr sehr mühsam durchzuführen, besonders zur Zeit der Eisbedeckung. Selbst habe ich nur die äusseren Teile des Gebietes zwei Mal im Spätherbst besucht. Da sehr viele der Literaturangaben auf die in südlicheren Gegenden waltenden Verhältnisse mit u. a. beträchtlich kürzerer Eisbedeckungszeit gegründet sind, dürfen sie nicht als typisch für Nordeuropa angesehen werden. Ich verzichte deshalb bis auf weiteres auf eine vollständigere Schilderung der Überwinterungsbiologie und erwähne hier nur einige Beziehungen zwischen anderen Standortsfaktoren und der Überwinterung.

Bei der Behandlung der Überwinterung ist es zweckmässig die vereiste Stufe gesondert von der unter ihr liegenden Stufe des Wassers zu behandeln. In der letzteren Stufe fallen die Katastrophen-Einwirkungen des Eises aus, hier wirken aber andere ungünstige Umstände ein.

1. *Die Aussüssung des Wassers.* Wie mehrmals erwähnt wurde fliesst zur Zeit der Eisbedeckung das Süsswasser der Flussmündungen im innersten PW fast unvermischt unter dem Eise bis zum Meeressaume (oder dem Eisrande) hinaus. Hierdurch werden die als grün beblättert überwinternden Salz- und Brackwasserarten — die dieses fast süsse Wasser nicht vertragen — von der Stufe unmittelbar unterhalb des Eises verdrängt. Nur wo das Wasser auch im Winter zirkuliert — vorwiegend auf Schwellen, die den salzigeren Gegenstrom emporzwingen — können diese Arten höher aufsteigen. Das hier gesagte gilt vor allem *Zostera marina*, *Ruppia spiralis* und *Zannichellia major*, möglicherweise gewissermassen auch *Ranunculus obtusiflorus*.

2. Als *Winterhalbjahrs-Pleustophyten* können die mit Wasserturionen überwinternden Rhizophyten bezeichnet werden. Ausschliesslich mit Turionen überwintern im Gebiet *Potamogeton obtusifolius* und *Myriophyllum verticillatum*, vermutlich auch *Potamogeton pusillus*, während *P. panormitanus* auch mit Rhizomen überwintern kann. Die 3 ersterwähnten Arten meiden infolge ihrer Überwinterungsweise als ansässig völlig Standorte, wo nennenswerte Wasserströmungen im Winterhalbjahr vorkommen. Von solchen Standorten

werden die Turionen ja dann fortgeführt. *Potamogeton panormitanus* kann sich dagegen infolge seiner teilweise überwinternden Rhizome und der im Boden angelegten Turionen auch an solchen Standorten behaupten. Zu den Winter-Pleustophyten kann auch *Chara fragilis* gehören, die in AS bei der Zoologischen Station lose auf den *Fucus*-Matten überwintert. In der Nähe dieser Gruppe steht infolge seiner Überwinterungsweise auch *Myriophyllum spicatum*. Die Art überwintert ja mit Wassersprossen (teils besondere Winter-sprosse, teils  $\pm$  unveränderte Laubsprosse) am eingewurzelten Individuum des vorigen Sommers. Die überwinternden Sprosse sind aber bei niedriger Wassertemperatur sehr spröde, und werden an wellen- und stromexponierten Stellen leicht abgeknickt, weshalb *M. spicatum* sich beinahe wie die Winterhalbjahrs-Pleustophyten verhalten kann.

3. *Wasserverderbnis*. In Abschnitten mit stagnierendem Wasser und Gytjaboden — z. B. in Röhrlichtungen — dürfte infolge der Tätigkeit der Mikroorganismen im Winter unter dem Eise Sauerstoffschwund und Wasserverderbnis (u. a.  $H_2S$ -Entwicklung) eintreten. Die mit unempfindlichen Rhizomen — die dazu Luft in ansehnlicher Menge speichern — überwinternden Arten sind gegen diese Wasserverderbnis recht resistent, dagegen nicht die mit grünen Wassersprossen überwinternden Arten. Unter den letzteren scheint eine gewisse Abstufung vorhanden zu sein. Am besten scheinen im äusseren Teil des Gebietes Characeen die Wasserverderbnis zu ertragen, im inneren Teil *Lemna trisulca* und *Drepanocladus*-Arten (am besten *D. Sendtneri*), während z. B. *Ceratophyllum demersum* und *Ranunculus circinatus* solche Stellen zu meiden scheinen (vgl. S. 153). Sichere Daten über die Wasserverderbnis und ihre Bedeutung dürften bisher nicht vorliegen (vgl. z. B. A. LUTHER 1923, S. 9; HÄYRÉN 1925, S. 177; LOHAMMAR 1938, S. 234).

4. Während das unterhalb der vereisten Stufe gelegene Wasser nie zufriert, und also die vielleicht geringsten jährlichen Temperaturvariationen unter den Pflanzenstandorten Nordeuropas aufweist, ist in der vereisten Stufe mit *Kälteschäden* bei solchen Arten zu rechnen, die frostempfindlich sind. Nähere Beobachtungen wurden in dieser Hinsicht nicht im Gebiet gemacht, die dort waltenden Verhältnisse bestätigen aber in Bezug auf die folgenden frostempfindlichen Arten die Ergebnisse LOHAMMARS (1938, S. 222—224): *Potamogeton obtusifolius*, *P. natans*, *Elodea canadensis*, *Ceratophyllum demersum*, *Ranunculus circinatus*, *Littorella uniflora*, *Isoetes lacustris*. Alle diese Arten fehlen also im Gebiet in der vereisten Stufe oder kommen dort nur ephemär oder an aus besonderen Gründen nicht zufrierenden Standorten vor.

5. In der vereisten Stufe spielt die *Eiserosion* eine sehr grosse Rolle (vgl. z. B. THUNMARK 1931, S. 74). Sie verdrängt grösstenteils die Elodeiden und Nymphaeiden aus dieser Stufe und gewährt biotisch schwächeren, eis-

erosionsresistenten Zwergamphiphyten Wuchsraum. Nähere Beobachtungen über die tatsächliche Wirkung der Eiserosion wurden von mir nicht angestellt. Über die Bedeutung des Eises als Loslöser und Verfrachter von Diasporen siehe S. 136.

### Zusammenspiel der Standortsfaktoren.

Im Vorhergehenden wurde nach Möglichkeit versucht die Standortsfaktoren des Gebietes in ihren Einwirkungen auf das Vorkommen der Pflanzen isoliert zu studieren. Aus der Darstellung geht aber hervor, dass fast stets recht innige Verknüpfungen mit anderen Faktoren vorliegen. In der Tat scheinen in der Natur keine in ihren Wirkungen scharf getrennte Standortsfaktoren auf die Pflanzen einzuwirken. Der Standort ist nicht nur die Summe der auf einer Lokalität einwirkenden Faktoren. Schon die Definition von FLAHAULT & SCHRÖTER (1910, S. 24): »Unter Standort versteht man die Gesamtheit der an einer geographisch bestimmten Lokalität wirkenden Faktoren, soweit sie die Pflanzenwelt beeinflussen« sagt deutlich aus, dass *die Faktoren als Gesamtheit einwirken*. Fällt z. B. ein Faktor aus der Betrachtung aus, so kann sich die Gesamtreaktion der Pflanze verändern, was in einer veränderten Einstellung anderen Faktoren gegenüber sichtbar werden kann. Die Möglichkeit verschiedener Kombinationen der Einzelfaktoren ist natürlich allzu gross um je vollständig analysiert werden zu können. Da aber in der Einwirkung vieler Faktoren regionale Züge sichtbar sind, so ist das Gesamtmosaik der Faktorenkombinationen doch nicht so wirr wie es beim ersten Blick scheint. Wir müssen uns aber stets vergegenwärtigen, dass wir nicht in solchen regional  $\pm$  einheitlichen Gebieten erzielten Ergebnissen eine zu grosse Tragweite beimessen dürfen. Es ist keineswegs klar, dass in anderen Verhältnissen die selben Faktorenkombinationen in unveränderter Gestalt wiederkehren.

An dieser Stelle könnte ein kurzer zusammenfassender Überblick der im Gebiet bei den Arten nachgewiesenen Verknüpfungen von Standortsfaktoren am Platze scheinen. Die unter den Einzelfaktoren gegebene Schilderung ist jedoch schon stark zusammengedrängt. Eine weitere Verallgemeinerung, die nicht mehr die Abweichungen in genügendem Grade berücksichtigen kann, würde leicht die Beweiskraft des Materiales zu stark beanspruchen. Vieles kann ja auf Grund von Untersuchungen der vorliegenden Art nicht endgültig bewiesen werden, sondern muss mit anderen Methoden nachgeprüft werden.

Die meisten Arbeiten, die den Standortansprüchen der Hydrophyten (besonders im Süßwasser) nachgehen, greifen einen Standortsfaktor oder Fak-



torenkomplex zur Untersuchung heraus und schalten grösstenteils oder gänzlich die übrigen Faktorenkomplexe aus. Wie erwähnt wurde (S. 59), sagen hierbei positive Befunde aus, dass die Verhältnisse am Standort der Pflanze zusagen, während die negativen Befunde nicht verwertet werden dürfen, falls nicht bewiesen werden kann, dass eine tatsächliche Diasporenverbreitung zum Standort stattfindet, dass also eine wirkliche Besiedlungsmöglichkeit besteht, die Pflanze aber dessen ungeachtet nicht am Standort wächst. Solche positive Befunde sagen keineswegs aus, dass gerade der untersuchte Faktor das Vorkommen der Pflanze bedingt. Hierfür kann ein ganz anderer Faktor — ohne Verknüpfung mit dem untersuchten — verantwortlich sein, natürlich aber auch ein mit ihm verknüpfter. Im letzteren Falle kann es sogar möglich sein, dass von 2 verknüpften Faktoren der eine in einem Gebiet, der andere in einem anderen begrenzend einwirkt, wobei bei einseitiger Beachtung nur des einen Faktors leicht Fehlschlüsse entstehen.

So ist es z. B. im Gebiet nicht möglich auf Grund des vorliegenden Materiales sicher zu entscheiden, ob dort bodenchemisch bedingte Verbreitungsareale vorkommen, weil das Vorkommen verschiedenartiger Böden recht streng an die Variation der Wellenexposition der Standorte gebunden ist. Hierbei ist zu bemerken, dass der Elektrolytengehalt dieses schwächer brackischen Wassers im Vergleich mit dem fennoskandischen Urgesteinswasser sehr hoch ist, dass also auch eutrophe Pflanzen schon aus dem Wasser die ihnen nötigen Elektrolyten aufnehmen können. Dagegen kann in dem süßen Urgesteinswasser möglicherweise eine deutlichere Abhängigkeit der Eutrophen von der Bodenart vorkommen, weil das Wasser ihnen dort wenigstens stellenweise nicht Salze in genügender Menge zu Gebote stellt. In beiden Gebieten treten aber Bodenart und Wellenexposition als verknüpfte Faktoren auf. In meinem Gebiet scheint der jetzigen Kenntnis nach der Expositionsfaktor eher die Verbreitung der Wasserpflanzen zu bedingen, im Urgesteinswasser möglicherweise die Bodenart. Dagegen ist im Beispiel der Wechsel der wasserchemischen Faktoren von den hier erwähnten lokalen Variationen von Exposition und Bodenart recht unabhängig.

Aus praktischen Gründen dürfte es oft notwendig sein bei einer näheren Untersuchung der Einwirkung z. B. der wasserchemischen Faktoren den übrigen Faktoren weniger Beachtung zu schenken. Stets müsste aber hierbei doch eine solche Schilderung der untersuchten Gewässer gegeben werden, dass allgemeine Daten über die wichtigsten übrigen Faktoren aussagen, inwiefern diese für ein Auftreten der Arten überhaupt günstig sind.

Auch wenn wir unter gleichzeitiger Beachtung der übrigen einwirkenden Standortsfaktoren zu dem Schlusse kommen, dass ein Faktor in einem Gebiet bei einem bestimmten numerischen Wert begrenzend einwirkt, ist es keineswegs klar, dass in einem anderen Gebiet die Grenze bei dem selben numerischen



Grenzwert erreicht wird. Nur dort, wo dieser Grenzwert einem absoluten Pessimum-Grenzwert der Art gleich ist müsste dieses geschehen (z. B. Temperaturgrenzwerte). Im übrigen scheint es als wären die Reaktionen auf die Standortsfaktoren oft auch dann von einander gewissermassen abhängig, wenn eine nähere Verknüpfung der Standortsfaktoren nicht nachweisbar ist. Wo die meisten Faktoren im optimalen Bereich gelegen sind, und die Pflanze deshalb eine verhältnismässig gute »Allgemeinkondition« hat ist es ihr offenbar leichter der Pessimum-Grenze nahestehende Werte in Bezug auf einzelne Faktoren zu ertragen. Daten über diesbezügliche Fragen sind aber durch Untersuchungen der vorliegenden Art kaum zu erhalten.

»Für die Verteilung der Pflanzen in der Natur spielt sicher die Widerstandsfähigkeit gegen s c h ä d l i c h e Einwirkungen der verschiedensten Art eine grosse, manchmal entscheidende Rolle. Sogar die Frage, inwiefern Einwirkungen solcher Art durch andere ausgeglichen werden können, inwieweit also auch hier mit einer »Ersetzbarkeit von Faktoren« zu rechnen ist, entzieht sich vorläufig jedem allgemeinen Urteil« (ROMELL 1926, S. 773).

### **Die historischen Faktoren, die Landhebung und der Zufall.**

Wie auf S. 60 erwähnt wurde möchte ich die historischen Faktoren nicht zu den Standortsfaktoren zählen. Da der Standortsbegriff hier »das zur Zeit der Untersuchung Wahrnehmbare« umfasst so wird hierdurch ja die von den entsprechenden historischen Faktoren abhängige aktuelle Lage erfasst. Eine genauere Untersuchung der historischen Faktoren fordert andere Arbeitsmethoden als die hier angewandten. Hier sollen ausser den wenigen Daten über Fossilfunde nur einige mit dem Verlandungsprozess, der Einwanderung und dem Zufall in Zusammenhang stehende Fragen erörtert werden.

DER VERLANDUNGSPROZESS. Im Gebiet wird die Verlandung der Gewässer durch zwei zusammenwirkende Faktoren bedingt: die säkulare Landhebung und die Akkumulation.

Die Bedeutung der säkularen Landhebung für die Ausbildung der Landvegetation der Schärengelände wurde besonders von PALMGREN (z. B. 1912, S. 121; 1925, S. 66) und seinen Schülern (z. B. JAATINEN 1950, S. 263) hervorgehoben. Die Bedeutung der Landhebung für die eugeobiontische Vegetation äussert sich vorwiegend als ein fortwährender Zuschuss aus dem Meere von neuem, besiedlungsbaren Boden, dagegen tritt neben diesem positiven Faktor in Bezug auf die Ufer- und Wasservegetation ein negativer Faktor hinzu. Während hier am unteren Rande der verschiedenen Vegetationsstufen (Geoamphibiontenstufe, Hydroamphibiontenstufe, der bewachsene Teil der Euhydrobiontenstufe) stets neuer Boden hinzukommt geht am oberen Rande

der Stufen stets bei der Veränderung der Verhältnisse (und der Konkurrenz seitens der Vegetation der folgenden Stufe) Areal verloren. *Die amphibionische und hydrobiontische Vegetation ist also in einer ständigen auswärts gerichteten Wanderung begriffen* (vgl. PALMGREN 1925, S. 85).

Schon in der Geoamphibiontenstufe spielt die akkumulative Tätigkeit des Wassers eine Rolle: Driftwälle und durch Wellenakkumulation und Eisschiebung verursachte Veränderungen sind zu verzeichnen. In der Hydrobiontenstufe ist die Akkumulation in ruhigen Lagen von viel grösserer Bedeutung. Die Tätigkeit dieses Faktors ist hier meistens mit der Tätigkeit der säkularen Landhebung so innig verbunden, dass ein Auseinanderhalten der Wirkungen der Einzelfaktoren schwer durchführbar ist. Der Verlandungsprozess wurde in der Ekenäs-Gegend — unter besonderer Beachtung der akkumulativen Komponenten — von HÄYRÉN (1902, 1910b) untersucht. Einige hierher gehörende Fragen wurden bereits erwähnt, z. B. die Bedeutung der benthopleustonischen Algenmatten, die Sedimentation von feinen mineralischen Partikeln (besonders in Tongebieten) und das Vorhandensein eines Unterwasser-Driftwalles am äusseren Röhrichtrande in der inneren Hälfte des Gebietes. Im Übrigen wird auf die recht ausführliche Darstellung HÄYRÉNS hingewiesen.

Die Einwirkung des Verlandungsfaktors tritt nicht überall gleichmässig zu Tage. Wir müssen uns dessen erinnern, dass die Wasservegetation überhaupt oft Katastrophen ausgesetzt ist. Vorwiegend hierdurch ist die Unterwasservegetation oft offen und weniger beständig als die Landvegetation. In grösserer Tiefe ist die Einwirkung des Verlandungsfaktors weniger deutlich — oder jedenfalls weniger leicht nachzuweisen — abgesehen von den Akkumulationsgebieten von losem *Fucus*. Die Einwirkung der Verlandung wirkt in grösserer Tiefe langsam und gleichmässig ein, wobei die Hydrophyten verhältnismässig gute Möglichkeiten haben mit ihren Standorten zu wandern.

Anders stehen die Dinge jedoch näher der Oberfläche, in der von Eiserosion und Wasserstandsschwankungen beeinflussten Stufe sowie an den für eine Kolonisation durch Schilfgewächse geeigneten Standorten. Hier kann das langsame Veränderungstempo dadurch in ein bedeutend schnelleres vertauscht werden, dass eine für einen bestimmten Standortsfaktor kritische Grenzschwelle überschritten wird. Dieses kann auf verschiedene Umstände zurückgeführt werden. Meine Beispiele einer solchen schnellen Veränderung der Lebensbedingungen stammen vorwiegend aus dem äusseren Teil des Gebietes, da Angaben über diesbezügliche Fragen natürlich Beobachtungen während einer längeren Zeitspanne voraussetzen.

1. *Die Einwanderung von Phragmites im äusseren Teil des Gebietes.* Während *Phragmites* in der inneren Hälfte des Gebietes die allermeisten Uferabschnitte umsäumt ist das Rohr in AS bedeutend spärlicher vertreten. Von

den recht wenigen tief einschneidenden, völlig ruhigen Wieken abgesehen, wo *Phragmites* die Seichtwasserstufe teilweise okkupieren kann, finden wir das Rohr recht selten in der Hydroamphibiontenstufe und kaum überhaupt in tieferen Lagen.

Die Verhältnisse in der Hydrobiontenstufe sind in AS meistens für *Phragmites* wenig günstig. Eis und Wellen fegen oft den oberen Teil dieser Stufe von starreren Pflanzen rein und vegetative Diasporen geraten in die *Fucus*-Drift mit der sie am Ufer ausgeworfen werden. Allmählich verändern sich aber an gewissen Stellen die Verhältnisse infolge der Einwirkung der Verlandung. Die Wassertiefe nimmt ab, mit ihr auch die Stärke der Erosion. Die Stelle erreicht so ein für das Gedeihen von *Phragmites* günstiges Stadium. Es kann immerhin noch recht lange dauern, bevor sich das Rohr dort ansiedelt. Zwar sind vegetative Diasporen in der Drift der äusseren Teile des Gebietes keineswegs selten, es dürfte ihnen aber nur selten gelingen sich an hydroamphibiontischen Standorten primär einzuwurzeln. Sie werden wie erwähnt fast stets am Ufer ausgeworfen und eine Besiedlung der Hydroamphibiontenstufe scheint in AS als Regel nur dort vorsichgehen zu können, wo das Rohr sich erst in der Geoamphibiontenstufe einwurzelt und dann durch Rhizomwanderung die Hydroamphibiontenstufe erreicht. Eine solche Expansion kann sich dann in einigen Jahren über unerwartet grosse Flächen ausdehnen.

Diesen Vorgang habe ich z. B. bei Vikaskär der Zoologischen Station gegenüber beobachten können. Vor 1940 wuchs *Phragmites* hier nur geoamphibiontisch, während der letzten 10 Jahre hat das Röhrchen sich im sehr seichten Wasser fortwährend ausgebreitet.

Ein anderes Beispiel bietet Klobbviken bei der Zoologischen Station. Diese Wiek — eigentlich ein Sund — war vor etwa 40 Jahren frei von Röhrchen, wie aus einer Aufnahme von HÄYRÉN (1931a, S. 498; 1948, S. 249) hervorgeht. Jetzt geht das lichte Röhrchen im linken Teil des Bildes von HÄYRÉN bis zur Insel Klobben (vgl. Taf. II: 2) obwohl der Zuwuchs durch Schneiden des Rohres hier verlangsamt wird.

Von den Verhältnissen in AKi soll hier abgesehen werden, da die Uferlinie dort infolge der wandernden Sandbänke veränderlich ist und die auf ihnen verhältnismässig rasch entstehenden Rohrbestände recht ephemär und grösstenteils ausserhalb des Bereiches der Wasservegetation gelegen sind.

*Phragmites* und die übrigen Schilfgewächse sind also in AS noch in Einwanderung begriffen. Ihre Bestände erreichen dort — von *Scirpus maritimus* abgesehen, oft nur eine mittlere Dichte. Da die Bestände aber *Fucus*-Drift auffangen, die sowohl als schwimmend wie am Boden liegend in ihnen vorkommt, so werden die Hydrorhizophyten von diesen Stellen als Regel rasch völlig verdrängt.

2. *Aufhören der Wasserströmungen.* Wo seichte Sunde zwischen Inseln



oder grösseren Landmassen gelegen sind tritt in ihnen bei Wasserstandsschwankungen oft ein recht starker Strom ein, der der Akkumulation entgegenwirkt. Diese seichten Sunde haben oft tiefe Gytjfaböden, die ohne Wasserströmungen rasch den Sauerstoff des Wassers verbrauchen und u. a.  $H_2S$  abgeben würden. Infolge der Wasserströmung tritt aber an diesen Stellen meistens eine üppige Hydrophytenvegetation auf. Früher oder später erreicht die Verlandung dieser Sunde ein Stadium, wo das Wasser nicht mehr regelmässig sich durchzwängen kann, wobei fast stets eine rasche Veränderung der Vegetation einsetzt, was mit einigen Beispielen beleuchtet werden soll.

Bysundet in Tvärminne (ISb). Die schmale Rinne S vom Strassendamm nach Tvärminneön war noch 1939 offen, obwohl nur 4—5 m breit, und mit einer üppigen Vegetation bewachsen (vgl. Taf. III: 1). Die Ufer wurden beweidet, was *Phragmites* stark niederdrückte. Infolge der Kriegsverhältnisse wurde die Beweidung eingestellt und *Phragmites* nahm überhand. Die Rinne wuchs völlig zu und die ansehnlichen Anhäufungen von Rohrförna vervollständigten die akkumulative Tätigkeit der Hydrophytenvegetation und verhinderten eine Wasserzirkulation durch den unteren Teil des Strassendamms. Die Vegetation wurde 10. 9. 1936 und 19. 8. 1947 untersucht. Die Ergebnisse gehen aus Tab. 14 hervor (Probe 41: 1 unmittelbar S vom Strassendamm, 41: 3 an der Stelle der einzigen noch 1947 vorhandenen röhrichtfreien, beiderseits durch Röhrichte eingeschlossenen Lichtung).

Tab. 14. Bysundet in Tvärminne. Vegetationsbeispiele 1936 und 1947. Näheres im Text.

	41 : 1		41 : 3	
	1936	1947	1936	1947
<i>Phragmites communis</i> .....	—	cpp	—	cp
<i>Scirpus maritimus</i> .....	—	st cp	—	st pc
<i>Sc. Tabernaemontani</i> .....	st cp	—	—	sp
<i>Potamogeton filiformis</i> .....	st pc	—	st pc	—
<i>P. pectinatus</i> .....	pc	st pc	—	st cp
<i>P. panormitanus</i> .....	st pc	—	pcc	cp—cpp
<i>Ruppia rostellata</i> .....	—	—	st pc	st cp
<i>R. brachypus</i> .....	pcc	—	—	st cp
<i>Zannichellia repens</i> .....	—	—	pc	st cp
<i>Najas marina</i> .....	—	—	—	cpp
<i>Scirpus parvulus</i> .....	cpp	—	cp	—
<i>Ranunculus obtusiflorus</i> .....	—	—	—	pc
<i>Myriophyllum spicatum</i> .....	sp	st cp	st pc	pc
<i>Limosella aquatica</i> .....	st cp	—	st cp	st pc
<i>Drepanocladus aduncus</i> coll. ....	—	cpp	—	sp
<i>Chara aspera</i> .....	—	—	pc	—



Die Tabelle zeigt, wie die meisten Hydrophyten mit der Überhandnahme von *Phragmites* verschwinden. In 41 : 1 konnten nur *Potamogeton pectinatus* und *Myriophyllum spicatum* — grösstenteils in kümmerlicher Gestalt — weitervegetieren, wogegen *Drepanocladus aduncus* an beiden F. neueingekommen war (die geobiontische Moosflora wurde nicht berücksichtigt). In 41 : 3 haben die das strömende Wasser meidenden, hochwüchsigeren Arten (*Potamogeton panormitanus*, *Ruppia*, *Najas marina*) 1947 überhand genommen, während *Scirpus parvulus* völlig verdrängt war, ebenso *Potamogeton filiformis* und *Chara aspera*. Mit der Expansion von *Phragmites* wird auch diese Lichtungsvegetation bald verschwinden.

Namnsholmssundet in Tvärminne (ISb). Die Wasserzirkulation im über 700 m langen, kaum über 100 m breiten Sund, dessen Tiefe nur 0,2—0,5 m beträgt, wurde durch einige an der schmalsten Stelle über den Sund während der Kriegszeit als Steg gefällte Bäume stark erschwert. Die Vegetation hat sich auf grossen Flächen des Bodens deutlich verändert, was wohl grösstenteils eine Folge der gehemmten Wasserzirkulation in Verbindung mit der deutlichen Gasentwicklung der oft über 2 m dicken Gytjtjaschicht ist. Die Vegetation wurde im Sept. 1936 untersucht, zum Vergleich stellenweise auch im Aug. 1950. In den Jahren 1946—49 wurden jährlich orientierende Exkursionen gemacht, während welcher die Veränderung immer stärker hervortrat. Während 1936 die Vegetation hauptsächlich aus Phanerogamen sowie *Chara aspera* bestand nahmen 1946 die 10 Jahre früher nur vereinzelt vorkommenden kleinen *Chara tomentosa*-Gruppen schon Flächen von 2—4 m<sup>2</sup> ein, ihre Grösse nahm in den folgenden Jahren fortwährend zu, so dass 1950 eine einheitliche, reine *Chara tomentosa*-Wiese sich über grosse Flächen des Sundes erstreckte. Die Vegetationslisten der annähernd selben Fläche sahen 1936 und 1950 folgendermassen aus:

	1936	1950
<i>Potamogeton filiformis</i> .....	cp	—
<i>P. pectinatus</i> .....	sp	pc
<i>Ruppia rostellata</i> .....	st pc	pc
<i>R. brachypus</i> .....	pcc	—
<i>Zannichellia pedunculata</i> .....	sp	—
<i>Z. repens</i> .....	st cp	pcc
<i>Najas marina</i> .....	st cp	pc
<i>Callitriche autumnalis</i> .....	—	pc
<i>Chara tomentosa</i> .....	pc	cpc
<i>Ch. aspera</i> .....	cp	pc

Sowohl in Bysundet wie in Namnsholmssundet trugen also Kultureinflüsse zu den Veränderungen bei. Sie sind aber keineswegs alleine für die Veränderungen verantwortlich, sondern haben nur die natürliche Entwicklung etwas beschleunigt.

Sundsbackasundet in Snappertuna (KZ). Dieser schmale Sund (vgl. HÄYRÉN 1902, S. 138; 1924, S. 93; 1936a, S. 233), der den innersten Grossinselkomplex Degerö vom Festlande trennt, hat eine schmale Wasserrinne zwischen ausgedehnten Beständen der Schilfgewächse. Bis 1939 trat hier bei Wasserstandsschwankungen eine deutliche Wasserströmung auf, die auch im Winter das Wasser erneuerte. Während der Kriegsjahre wurden aber, offenbar durch Eiseinwirkungen, Rhizombülten von *Phragmites* an die seichteste und schmäliste Stelle (nahe Julianaholmen) im Sund verfrachtet, so dass hier die Wasserzirkulation stark erschwert wurde. Hierdurch dürfte die im Sund stattgefundene Veränderung der Wasservegetation bedingt sein, auf die Doz. V. WARTIOVAARA als erster aufmerksam wurde, als er vergebens nach *Nitellopsis obtusa* an solchen Stellen suchte, wo die Art früher in grossen Mengen auftrat. 1948 führte ich hier eine Neuinventierung der Hydrophyten des Abschnittes zwischen der Landstrassenbrücke von Sundsbacka und Julianaholmen aus, die im Vergleich mit einer entsprechenden Inventierung 1936 die folgenden Unterschiede ergab:

Gänzlich verschwunden:	<i>Ceratophyllum demersum</i> <i>Ranunculus circinatus</i>
Starke Mengenabnahme:	<i>Sparganium simplex</i> <i>Lemna trisulca</i> <i>Fontinalis antipyretica</i> <i>Nitellopsis obtusa</i>
Mengenabnahme:	<i>Chara tomentosa</i>
± Unverändert:	<i>Drepanocladus aduncus</i>
Mengenzunahme:	<i>Potamogeton perfoliatus</i> <i>Alisma Plantago-aquatica</i> <i>Juncus bulbosus</i> <i>Nymphaea candida</i> <i>Utricularia vulgaris</i>
Starke Mengenzunahme:	<i>Najas marina</i> <i>Myriophyllum verticillatum</i> <i>Hippuris vulgaris</i>
Neue Arten:	<i>Potamogeton panormitanus</i> <i>Callitriche verna</i>

Die gegen Wasserverderbnis unter dem Eise (vgl. S. 145) anscheinend empfindlichsten Arten *Ceratophyllum demersum* und *Ranunculus circinatus* waren also völlig verschwunden.

Die hier erwähnten Beispiele zeigen, dass besonders die an das Seichtwasser  $\pm$  völlig wellengeschützter Standorte gebundenen Arten derartigen verhältnismässig schnell eintretenden Veränderungen ausgesetzt werden können. Die ihnen zusagenden Standorte sind im äusseren Teil des Gebietes oft weit von einander gelegen, und durch Tiefwasserabschnitte isoliert, die z. B. von der einer hydrochoren Drift schlecht angepassten *Najas marina* anscheinend schwer überbrückt werden können.

In Bezug auf diese Pflanzengruppe wäre es am ehesten denkbar, dass die fortwährende Verdrängung von den Wuchsplätzen durch die Landhebung nicht durch eine effektive Neubesiedlung entfernter gelegener, neugebildeter, passender Standorte kompensiert werden könnte und dass in Bezug auf diese Arten also eine Gefahr des Aussterbens bestehen könnte. Gerade hierher gehören aber die Arten, die von HARALD LINDBERG (1914) aus Brackwasserablagerungen der Litorinazeit im Gebiet gefunden wurden: *Ruppia rostellata*, *R. brachypus*, *Zannichellia pedunculata*, *Z. repens*, *Najas marina*. Bei den mosaikartig wechselnden Verhältnissen im Gebiet und der als Regel reichlichen Diasporenproduktion der Hydrophyten dürfte nicht damit zu rechnen sein, dass Arten infolge der durch die Landhebung bedingten Verdrängung von ihren Standorten aus der Flora ausgemerzt worden wären.

DER ZUFALL. Die Bedeutung des Zufalls in der terrestrischen floristischen Pflanzengeographie der Schäregebiete wurde besonders von PALMGREN (u. a. 1925, S. 127; 1929, S. 593) hervorgehoben. Bei der Beurteilung der Bedeutung des Zufalles müssen wir uns vergegenwärtigen, dass die Hydrophyten andersartigen Verhältnissen ausgesetzt sind als die Landpflanzen. Wir müssen wenn wir auf die Einwirkung des Zufalles eingehen soweit möglich gleichzeitig die Verbreitungsbiologie und die Standortsansprüche der Arten klarlegen, ebenso die Dichte und Stabilität der Vegetation.

Da die Hydrophyten in weit höherem Grade ihr Lebensmedium — das Wasser — im Dienst ihrer Verbreitung ausnützen können als es bei den Landpflanzen der Fall ist (fast nur die mit anemochoren Diasporen ausgerüsteten Landpflanzen kommen als Vergleich in Betracht) dürfte schon in Bezug auf die Besäufungsfrequenz ein beträchtlicher Unterschied bestehen. Die Diasporenverbreitung ist also bei den mit hydrochoren Diasporen ausgerüsteten Hydrophyten sehr viel effektiver als bei den Landpflanzen im allgemeinen. Falls wir ein einheitliches, nicht allzu grosses Gebiet mit offener Verbindung zwischen den verschiedenen Wasserbecken — wie das hier behandelte — untersuchen, können wir, wie aus der Darstellung der Verbreitungsbiologie hervorgeht, damit rechnen, dass die meisten Arten als Regel die Möglichkeit haben die für sie als Lebensbezirke in Frage kommenden Abschnitte recht gleichmässig mit Diasporen zu besäen. Fügen wir noch die Einwirkung der schwerer kontrollierbaren zoochoren Verbreitung hinzu, so finden wir, dass mehrere

Arten sogar aus recht beträchtlicher Entfernung auf kleine isolierte Standorte geeigneter Natur »ins Ziel schiessen« können. Das beste Beispiel in dieser Hinsicht liefert wohl *Utricularia neglecta* mit ihrem gürtelartig intrataeniatischen Vorkommen im Meereswasser und dem Vorkommen in den isolierten Felsentümpeln (MZ—AS) mit gleichartiger Salinität. *Der Zufall scheint also in Bezug auf die Ausbildung der Gesamtareale der Arten im Gebiet von recht geringer Bedeutung zu sein.*

Die grossen Züge der Standortsansprüche der Arten wurden bereits behandelt. Während einige Faktoren in ihrer Einwirkung klar sind, konnten andere mit der hier angewandten Untersuchungsmethode nicht so genau erfasst werden, dass aus den Ergebnissen sichere Schlüsse über die tatsächlichen Amplituden der Arten gezogen werden könnten. So ist die Reaktion gegen die Expositions- und Überwinterungsfaktorenkomplexe noch in ihren Einzelheiten recht unklar. Auch diese Einwirkungen müssten aber klargestellt werden, bevor wir beurteilen können welche Bedeutung dem Zufall bei der Erklärung der Lückengebiete zukommt, die besonders an exponierteren Standorten vorkommen (z. B. bei *Potamogeton panormitanus*, *Zannichellia repens*, den Zwergamphiphyten). Besonders in Bezug auf die zwei erwähnten Faktorenkomplexe kommen alle Übergänge vor zwischen für die Pflanzen 1) gut geeigneten Standorten, 2) solchen Standorten, wo sie zeitweilig vorkommen können, aber früher oder später Katastrophen ausgesetzt sind, die sie wieder vertreiben und 3) völlig ungeeigneten Standorten. Besonders an Standorten vom zweiten Typus tritt der Zufall bei der Neubesiedlung oder Wiederbesiedlung der Standorte als mitbestimmend auf. Wenn z. B. Hydrophyten im äusseren Teil des Gebietes von auf ihren Standorten angehäuften benthopleustonischen *Fucus*-Massen überlagert werden, so muss hier wieder sowohl geeigneter Wuchsboden wie eine Zuführung von Diasporen und Abwesenheit einer ähnlichen *Fucus*-Drift vorliegen damit eine Neubesiedlung zustandekommen kann. *»Das Zufällige liegt also hier bloss in der Art bzw. dem Zeitpunkt des Zusammenspiels der Kombinationen der wirksamen Faktoren, nicht in dem Wirken der Faktoren an sich«* (PALMGREN 1925, S. 129). *Zufälle dieser Art spielen natürlich in der Katastrophen vieler Art ausgesetzten Wasservegetation eine grosse Rolle.* Gewissermassen wird die Möglichkeit der Arten sich unter derartigen Umständen zu bewähren in ihre biotische Stärke einbegriffen, da hierbei die selben Eigenschaften in Frage kommen, die in der gegenseitigen Konkurrenz der Arten von Bedeutung sind.

Die Dichte der Hydrophytenvegetation ist selten über weite Strecken so gross, dass die zufällig zuerst angelangten Arten das Ansiedeln später angelangter Arten verhindern könnten (die Helophytenvegetation wird hier nicht behandelt, dass aber *Phragmites* weite, für Hydrophyten sonst geeignete Flächen okkupiert wurde oben mehrmals erwähnt). Lokal ist solches möglich,



die Wasservegetation ist jedoch als Ganzheit so offen und instabil, dass Faktoren dieser Art innerhalb der eigentlichen Hydrophytenvegetation von geringer Bedeutung sind.

### Die Verbreitungsgruppen, die Einwanderung.

In Schärengebieten von nennenswerter Ausdehnung treten wohl stets — wenigstens in der Ostsee — deutliche floristische Unterschiede zwischen den äusseren und inneren Teilen auf. Um diese Verbreitungsgruppen zu charakterisieren führte ALMQUIST (1929, S. 397) die Begriffe *extrataeniat* (mit Vorliebe für den Meeressaum), *intrataeniat* (einwärts konzentriert) und *indifferent* ein. ULVINEN (1937, S. 49) hat diese Einteilung weiter ausgebaut. Für Arten, die sich in auffallendem Grade um Flussmündungen herum gruppieren — und die also den zuflusslosen Schärenhofabschnitten  $\pm$  fremd sind — führt er die Bezeichnung *Ostiotaeeniaten* ein. Die drei Hauptgruppen Extrataeniaten, Intrataeniaten und Ostiotaeeniaten teilt er in je 2 Untergruppen ein (s. str., s. lat.). Die Indifferenten von ALMQUIST werden von ULVINEN *Ubiquisten* genannt. Ich habe die Einteilung ULVINENS unverändert übernommen, obschon die Bezeichnung indifferent mir in gewissen Hinsichten glücklicher erscheint als ubiquisit. »Indifferent« sagt ja aus, dass die Art sich in Bezug auf den Wechsel der Standortsfaktoren innerhalb des untersuchten Gebietes indifferent verhält. Dagegen sagt »ubiquisit« eigentlich aus, dass die Pflanze überall vorkommt. Es gibt aber auch Arten, die zwar gleichmässig über das ganze Gebiet vorkommen, aber nur an zerstreuten Fundorten. Sie sind also nicht wirkliche Ubiquisten. Da aber die hier besprochene Einteilung rein floristisch ist, also nichts über das Verhalten zu den jeweils waltenden Standortsfaktoren aussagt, finde ich es doch besser von Ubiquisten als von Indifferenten zu sprechen. *Die Einteilung ist somit an die geographische Variation des Gebietes gebunden, nicht an die ökologischen Ansprüche der Pflanze, weshalb sie in ökologischem Zusammenhang nicht als freistehend (ohne Gebietsbegrenzung) erwähnt werden soll.*

In der folgenden Zusammenstellung werden genaue Frequenzangaben nicht erwähnt, in Bezug auf die Frequenz der Arten wird auf die Verbreitungskarten und die Fundortszahlen im speziellen Teil hingewiesen. Wo die Verbreitung sich einer anderen Gruppe nähert, wird dieses durch die in Klammern angeführte Ziffer dieser Gruppe angezeigt. Vergleichshalber sind die entsprechenden Ziffern der Verbreitungsgruppen ULVINENS (1937, S. 51) aus der Kotka-Gegend in einer besonderen Zeile (Ulv.) angeführt.

1. *Extrataeniaten* s. str. Im Gebiet an die Meereszone (MZ), die äussere Schärenzone (AS) und die äussere Küstenzone (AK) gebunden:

	Ulv.		Ulv.
<i>Zostera marina</i> .....	—	<i>Zannichellia major</i> .....	—
<i>Ruppia spiralis</i> .....	—		

2. *Extrataeniaten s. lat.* Das Hauptvorkommen ist in AS gelegen, spärlicher treten die Arten noch in der inneren Schärenzone (IS) auf. Einige von ihnen wurden noch in der Küstenzone (KZ) angetroffen, in der Pojowiek (PW) jedoch nur *Tolypella nidifica* an 1 F:

	Ulv.		Ulv.
<i>Potamogeton filiformis</i> .....	2	<i>Tolypella nidifica</i> .....	1
<i>Ruppia rostellata</i> .....	1	<i>Chara canescens</i> (1) .....	4
<i>R. brachypus</i> .....	—	<i>Ch. baltica</i> (1) .....	—
<i>Zannichellia pedunculata</i> .....	1	<i>Fucus vesiculosus</i> .....	1
<i>Scirpus parvulus</i> .....	1		
<i>Ranunculus obtusiflorus</i> .....	1		

3. *Intrataeniaten s. lat.* Der Schwerpunkt der Verbreitung liegt in KZ, sowie zum Teil im inneren Teil von IS und/oder äusseren Teil von PW, die Arten kommen jedoch noch — wenigstens an einigen F — in den äusseren Teilen des Gebietes vor (einige auch noch im inneren PW):

	Ulv.		Ulv.
<i>Typha angustifolia</i> .....	5?	<i>Ranunculus circinatus</i> (7) .....	3(5)
<i>T. latifolia</i> (??) .....	4?	<i>R. reptans</i> (7) .....	
<i>Scirpus maritimus</i> .....	3	<i>Callitriche autumnalis</i> (7) .....	5
		<i>Drepanocladus aduncus</i> coll. (7)	
<i>Potamogeton panormitanus</i> (7) ...	3	<i>Chara tomentosa</i> .....	3
<i>Najas marina</i> .....	3	<i>Ch. fragilis</i> (7) .....	5
<i>Ceratophyllum demersum</i> (7) .....	—		

4. *Intrataeniaten s. str.* In Meereswasser gänzlich (oder fast völlig) auf KZ und PW beschränkt, wobei 5 Arten eine gürtelartige Verbreitung (mit sowohl auswärts wie einwärts abnehmender Frequenz) haben; die übrigen 3 Arten (*Lemna trisulca*, *Nitella flexilis*, *Cladophora aegagropila*) gedeihen in KZ noch gut:

	Ulv.		Ulv.
<i>Potamogeton pusillus</i> .....	6	<i>Nitella flexilis</i> .....	6
<i>Lemna trisulca</i> (5) .....	3?	<i>Nitellopsis obtusa</i> .....	—
<i>Crassula aquatica</i> (3) .....	7	<i>Cladophora aegagropila</i> .....	
<i>Hippuris vulgaris</i> (submers) .....			
<i>Utricularia neglecta</i> .....			

5. *Ostiotaeiatiaten s. lat.* Kommen sowohl in der inneren wie der äusseren Hälfte von PW vor, teilweise dazu an einigen F in KZ (vorwiegend in der Nähe der dortigen Süßwasserzuflüsse):

	Ulv.		Ulv.
Sparganium ramosum .....	5?	R. sp. (trichophyllus?) .....	
Glyceria maxima (6) .....	—	Subularia aquatica .....	5
Scirpus lacustris .....	5	Callitriche verna .....	5
Acorus Calamus (6).....	—	Elatine Hydropiper .....	6(5)
Equisetum fluviatile .....	6	E. triandra .....	5
		Myriophyllum verticillatum .....	5
Sparganium minimum .....	5	M. alterniflorum .....	5
Potamogeton nitens (4) .....		Utricularia vulgaris .....	
P. praelongus .....	—	U. intermedia .....	
Alisma Plantago-aquatica .....	5	U. minor .....	
Sagittaria sagittifolia .....	6	Littorella uniflora .....	6
Butomus umbellatus (4) .....	7		
Elodea canadensis .....	—	Isoëtes lacustris .....	6
Lemna minor .....	6	I. echinospora .....	5
Juncus bulbosus (6) .....	5		
Polygonum amphibium .....	6	Fontinalis antipyretica (4) .....	
Nymphaea alba ssp. candida ...	5	Drepanocladus capillifolius .....	
Nuphar luteum .....	6		
Ranunculus confervoides .....	5	Nitella Nordstedtiana .....	6

6. *Ostiotaeeniaten s. str.* Völlig auf die innere Hälfte von PW beschränkte Arten (einige von ihnen kommen jedoch auch sonst im unmittelbaren Wirkungsbereich kleinerer Süßwasserzuflüsse vor):

	Ulv.		Ulv.
Typha angustifolia × latifolia .....		Fissidens Julianus .....	
		Fontinalis hypnoides .....	
Sparganium Friesii? .....	6	Rhynchosstegium riparium .....	
Sp. simplex (5) .....	6	Calliergon megalophyllum .....	
Potamogeton obtusifolius .....		Drepanocladus Sendtneri .....	
P. alpinus .....	6	D. tundrae .....	
P. natans .....	6	D. procerus .....	
P. gramineus .....		D. trichophyllus .....	
Hydrocharis Morsus-ranae .....	—		
Nymphaea alba ssp. melocarpa.....	—	Nitella Wahlbergiana .....	—
Callitriche polymorpha (5) .....	—	Chara Braunii .....	—

7. *Ubiquisten.* Die Arten kommen in allen Schärenzonen (in MZ jedoch nur zum Teil) vor, die meisten von ihnen mit ± hoher Frequenz:

	Ulv.		Ulv.
Phragmites communis .....	7	Scirpus acicularis .....	7
Scirpus Tabernaemontani .....	3	Myriophyllum spicatum .....	3
		Limosella aquatica .....	7
Potamogeton pectinatus .....	3		
P. perfoliatus .....	7	Chara aspera .....	3(2)
Zannichellia repens .....	2		

Da die allermeisten im Gebiet wahrnehmbaren Grenzen ja durch in Zusammenhang mit der einwärts stattfindenden Aussüssung des Meereswassers stehende wasserchemische Faktoren bedingt sind, entsprechen die Verbreitungsgruppen einigermassen der Abstufung nach der Salinitätstoleranz (S. 96 u. Tab. 8). Dieses ist dadurch möglich, dass in der inneren Hälfte des Gebietes die übrigen Standortsfaktoren so stark wechseln, dass sie nur in geringem Grade die Gesamtareale der Arten im Gebiet bedingen können. Die Intrataeniaten s. lat. sind aber in den äusseren Teilen des Gebietes infolge ihrer Vorliebe für geschützte Standorte selten, wären dort geschützte Standorte in grösserer Menge vorhanden hätten 8 von ihnen sicherlich eine ubiquisite Verbreitung.

Das einzige Schärengebiet, aus welchem ähnliche Angaben zu Gebote stehen, die einen Vergleich ermöglichen, ist die von ULVINEN untersuchte Kotka-Gegend. — ULVINEN (1937, S. 134) zieht zum Vergleich die Angaben BRENNERS (1921) aus Barösund, HÄYRÉNS (1909) aus Björneborg und ALMQUISTS (1929) aus Uppland heran. Diese sind aber in Bezug auf die Hydrophyten so allgemein gehalten oder mangelhaft, dass sie einen näheren Vergleich kaum erlauben. — Freilich muss hierbei erwähnt werden, dass die Untersuchungsintensität ULVINENS in Bezug auf die Wasserpflanzen nicht erwähnt wird. Er sagt nur (1937, S. 28): »Beobachtungen über die Wasserflora wurden ferner vom Boot aus angestellt, wobei die Dregge fleissig zur Anwendung kam«, während in Bezug auf die Strandpflanzen die Untersuchungsintensität genau angegeben ist. In den obigen, die Angaben ULVINENS enthaltenden Zeilen entsprechen die Nummern wie erwähnt denen meiner Verbreitungsgruppen. Die Striche zeigen an, dass Ulvinen die Art nicht in seinem Gebiet antraf. Leer gelassene Stellen bedeuten entweder, dass die entsprechende Pflanzengruppe (die Wassermoose, *Cladophora aegagropila*) nicht von ihm einbezogen wurde, dass seine Angaben nicht mit meinen vergleichbar sind, weil er auch geobiontische Vorkommnisse einberechnet hat (*Ranunculus reptans*, *Hippuris*, *Utricularia intermedia*, *U. minor*) oder dass seine Bestimmungen fehlerhaft oder kollektiv waren (*P. obtusifolius* statt *P. Friesii*, *P. gramineus* fasst *P. nitens* ein, ebenso *Utricularia vulgaris* *U. neglecta*). Dazu ist die Umgrenzung der Verbreitungsgruppen selbstverständlich etwas subjektiv.

Wir sehen, dass meine 3 Extrataeniaten s. str. in der Kotka-Gegend völlig fehlen (vgl. ULVINEN 1937, S. 134), ebenso 2 der Extrataeniaten s. lat., alle 5 erreichen der jetzigen Kenntnis nach ihre Ostgrenze schon zwischen den beiden Gebieten. Die meisten meiner Extrataeniaten s. lat. werden von ULVINEN als Extrataeniaten s. str. bezeichnet, was der in seinem Gebiet etwas geringeren Salinität entspricht. Einige in meinem Gebiet in AS vorkommende Arten sind nach ULVINEN in der Kotka-Gegend deutlich einwärts konzentriert (*Chara canescens*, *Ch. fragilis*, *Callitriche autumnalis*), was auf



die andersartige Topographie zurückzuführen ist: die ganze äussere Schärenzone ist dort recht stark wellenexponiert. Von diesen Unterschieden abgesehen sind aber die Unterschiede zwischen den Einteilungen erstaunlich klein. Im Gebiet von ULVINEN ist der Süsswasserzufluss viel grösser, andererseits ist aber die Wasserzirkulation offenbar lebhafter.

Tab. 15. Die regionale Verteilung der Verbreitungsgruppen. 1 = Extrataeniaten s.str. 2 = Extrat. s.lat. 3 = Intrataeniaten s.lat. 4 = Intrat. s.str. 5 = Ostiotaeniaten s.lat. 6 = Ostiot. s.str. 7 = Ubiquisten.

		Verbreitungsgruppen							Summe
		1	2	3	4	5	6	7	
Schärenzonen	MZ .....	1	5	—	—	—	—	4	10
	AK .....	3	9	7	1	—	—	9	29
	AS .....	3	10	9	1	—	—	9	32
	IS .....	—	10	11	2	2	—	9	34
	KZ .....	—	4	12	8	28	—	9	61
	PW .....	—	—	12	8	34	20	9	83
Summe .....		3	10	12	8	34	20	9	96

Tab. 15 gibt eine Zusammenfassung der Artenzahlen der Verbreitungsgruppen in den Schärenzonen.

Die *Extrataeniaten s. str.* sind streng an den äusseren Schärensaum gebunden. Ihre im Gebiet auffallend starke Forderung auf Standorte mit zirkulierendem Wasser zeigt deutlich an, dass ihre Innengrenzen salinitätsbedingt sind. Standorte die z. B. im Winterhalbjahr stärker ausgesüsst werden, werden von den wenigstens teilweise als grün beblättert überwinternden Arten gemieden.

Auch die *Extrataeniaten s. lat.* fordern eine für das Gebiet verhältnismässig hohe Salinität, weshalb ihre Zahl einwärts abnimmt. Einige von ihnen scheuen recht deutlich wellenexponierte Standorte, weshalb die Artenzahl auch auswärts abnimmt. Für die winterliche Aussüsstung scheint diese Gruppe nicht in höherem Grade empfindlich zu sein, vielleicht mit Ausnahme des etwas exponierte Lagen vorziehenden *Ranunculus obtusiflorus*. Die Gruppe besteht vorwiegend aus obligaten Brackwasserarten, enthält aber auch 2 alkalisches, elektrolytenreiches Wasser bewohnende Arten (*Potamogeton filiformis*, *Ranunculus obtusiflorus*).

Die *Intrataeniaten s. lat.* sind schon durchwegs Arten, die in süssem Wasser vorkommen, einige von ihnen zwar nur in ausgesprochen alkalischem und elektrolytenreichem Wasser. Bei dieser Gruppe tritt »der ökologische Vikarismus zwischen Meeressalz und Kalkgestein« (Du RIETZ 1932, S. 100) besonders deutlich zu Tage. Die meisten der Arten fordern eine geschützte Lage, was

der Hauptsache nach die auswärts abnehmende Artenzahl bedingt. Sicher salinitätsbedingte Aussengrenzen können bei dieser Gruppe nicht im Gebiet festgestellt werden.

Die *Intrataeniaten* s. str. bilden eine heterogene Gruppe von teilweise gürtelartiger Verbreitung. Zum Teil gilt das von den *Intrataeniaten* s. lat. gesagte auch von ihnen (besonders *Lemna trisulca*, *Utricularia neglecta*, *Nitellopsis obtusa*, *Cladophora aegagropila*), sie scheinen aber alle (ausser *Cl. aegagropila*?) im Gebiet salinitätsbedingte Aussengrenzen zu haben.

Die *Ostiotaeniaten* s. lat. sind Arten, die (mit Ausnahme von *Nitella Nordstedtiana*) auch im fennoskandischen, elektrolytenarmen Urgesteinswasser öfters vorkommen und die im Gebiet eine Salinität von bis 2—3 ‰ ertragen.

Die *Ostiotaeniaten* s. str. treten ebenso (mit Ausnahme von *Fissidens Julianus* und *Chara Braunii*) im Urgesteins-Süßwasser öfters auf, sie ertragen aber eine geringere Salinität als die vorige Gruppe. Einige der Arten (*Potamogeton alpinus*, *P. natans*, *Callitriche polymorpha*) sind für die Nahumgebungen kleiner Süßwasserzuflüsse (Bäche, Sickerwasserquellen) besonders charakteristisch.

Die *Ubiquisten* zeigen im Gebiet keine salinitätsbedingte Grenzen auf, wohl aber ein wechselnd starkes Meiden stärker exponierter Standorte, was die bei einigen Arten beim Auswärtsgehen wahrnehmbare Frequenzabnahme bedingt. 5 der Arten meiden fast gänzlich das elektrolytenarme Urgesteins-Süßwasser (*Scirpus Tabernaemontani*, *Potamogeton pectinatus*, *Zannichellia repens*, *Myriophyllum spicatum*, *Chara aspera*), sie kommen jedoch alle einwärts bis zum unmittelbaren Flussmündungsbereich vor.

Aus Tab. 15 geht auch deutlich hervor, dass die Artenzahl der Schärenzonen auswärts abnimmt. Die extrataeniaten Brackwasserarten sind an Zahl zu gering um dem Ausfall der Süßwasserarten Schritt halten zu können. In der Tabelle wurde AK zwischen AS und MZ eingeschaltet da die exponierten, beweglichen Sandböden von AK den Hydrophyten weniger abwechslungsreiche Standorte als AS darbieten.

Die Karten 3—4 zeigen die im Gebiet vorhandenen Innen- und Aussengrenzen der Hydrophyten. Aus ihnen geht hervor, dass obgleich scharfe Übergänge zwischen den Verbreitungsgruppen nicht vorkommen die Verbreitungsgrenzen sich doch vielerorts anhäufen.

*Innengrenzen* (Karte 3). Die Innengrenzen der Extrataeniaten sind deutlich in 3 Gruppen geteilt. Die meisten von ihnen verlaufen durch den innersten Teil von AS, einige im Vitsandssund (IS—KZ) und die letzten um die KZ—PW-Schwelle herum. Diese 3 Gewässer sind enger und weisen schroffere Salinitätssprünge auf als die zwischenliegenden, die Schwingungen etwas dämpfenden Wasserbecken. Erwähnenswert ist besonders die auf der Karte bei *Zannichellia pedunculata* und *Tolypella nidifica* beim Einwärtsgehen

deutlich wahrnehmbare Submergenz. Während die Innengrenzen in Oberflächennähe an der AS—IS- bzw. IS—KZ-Grenze verlaufen dringen die Arten in etwas tieferem Wasser (gestrichelte Grenzlinien) bis zum mittleren KZ bzw. der KZ—PW-Schwelle vor. Von den Intrataeniaten haben nur *Chara tomentosa* und *Najas marina* im äussersten bzw. mittleren PW verlaufende Innengrenzen. Nur die erste dieser Grenzen ist in einem ausgesprochenen hydrologischen Schwingungsgebiet gelegen. Im innersten PW, im Flussmündungsgebiet, erreichen 8 Intrataeniaten bzw. Ubiquisten ihre Innengrenzen (*Utricularia neglecta*, *Zannichellia repens*, *Nitellopsis obtusa*, *Chara aspera*, *Potamogeton panormitanus*, *P. pectinatus*, *Callitriche autumnalis*, *Myriophyllum spicatum*). Alle diese Arten fehlen auch in den untersuchten äussersten Teilen der in PW ausfallenden Flüsse (wo z. B. *Ranunculus circinatus* noch vorkommt). Ihre Grenzen scheinen auch wenigstens teilweise durch die hier stattfindende schroffe wasserchemische Veränderung bedingt zu sein.

*Aussengrenzen* (Karte 4). Die Intrataeniaten s. lat. treten alle an ihren Aussengrenzen an recht zerstreuten Fundorten auf. Da hier die den Arten zusagenden Standorte oft isoliert liegen — und dazu zum Teil erst jetzt ihren den Arten zusagenden Charakter erhalten — muss damit gerechnet werden, dass die Arten zum Teil noch nicht ihre Verbreitung beendet haben (s. *Drepanocladus aduncus* im spez. Teil). Deshalb sind diese Grenzen nicht ohne weiteres mit den weiter einwärts verlaufenden stabileren Grenzen vergleichbar und werden hier nicht behandelt.

Die Aussengrenzen der Intrataeniaten s. str. und der Ostiotaeniaten verteilen sich auf das Gebiet zwischen dem inneren ISe und dem innersten PW. Die im Vitsandssund (bzw. ISe: *Hippuris vulgaris* als submers) verlaufenden Grenzen können durch die Topographie oder die Exposition ebenso wie durch die zunehmende Salinität bedingt sein. Dagegen sind die weiter einwärts gelegenen Aussengrenzen zum allergrössten Teil salinitätsbedingt, weil anscheinend in allen übrigen Hinsichten den Arten zusagende Böden noch weiter auswärts vorkommen. Die Reihenfolge dieser Aussengrenzen spiegelt deshalb als Regel die gegenseitige Reihenfolge der Arten in Bezug auf ihre Salinitätstoleranz in schwach brackischem Wasser, das mit fennoskandischem Urgesteins-Süsswasser ausgesüsst wird, wieder. Die Süsswasserzuflüsse (Bäche, Sickerwasserquellen) des westlichen KZ-Ufers ermöglichen es mehreren Arten, die sonst im äussersten PW halt machen würden, ihre äussersten Vorposten zu diesem KZ-Ufer hervorzuschieben. Auch unmittelbar innerhalb des Wirkungsbereiches der KZ—PW-Schwelle verlaufen auffallend viele Grenzen. Weiter einwärts in PW sind die Aussengrenzen recht gleichmässig verteilt.

Von 3 Arten abgesehen (*Drepanocladus aduncus* coll., *Fontinalis antipyretica*, *D. capillifolius*) verlaufen die Aussengrenzen der Wassermoose alle



in der inneren Hälfte von PW. Dazu dringt *Fontinalis dalecarlica* im Fiskars å bis zur Mündung, hat aber dort eine messerscharfe Grenze.

Da die Süßwasserzuflüsse des Gebietes — vom entfernt gelegenen Seenkomples von Lojo abgesehen — in floristischer Hinsicht fast unbekannt sind, kann nur Weniges über andere nicht in PW hinausdringende Süßwasserarten gesagt werden. Wie BORGSTRÖM (1930) erwähnt kommt *Lobelia Dortmanna* u. a. im kleinen oligotrophen See Tomasträsk reichlich vor, der sich durch einen 1 km langen Bach in PW ergiesst. In PW wurde aber — u. a. in den *Isoëtes lacustris* - *Littorella* -Teppichen — vergebens nach *Lobelia* gesucht. Vermutlich ist dieses darauf zurückzuführen, dass *Lobelia* in sehr hohem Grade alkalisches Wasser zu meiden scheint.

Im Lojo-Seenkomples sind die folgenden Arten angetroffen, die (mit Ausnahme der noch nicht zur Art bestimmten Funde von »*Ranunculus* sp.») nicht im Gebiet gefunden wurden:

Potamogeton crispus	Nymphaea tetragona	Peplis Portula
P. lucens	Ranunculus peltatus	
Najas tenuissima	R. trichophyllus	Ricciocarpus natans

Die meisten dieser Arten wurden im Lojo-Seenkomples nicht in unmittelbarer Nähe des freilich noch ununtersuchten Svartå-Ausflusses angetroffen. Von diesen entfernteren Standorten aus ist eine direkte hydrochore Diasporenverbreitung weniger wahrscheinlich.

Auch die Flora des Svartån selbst ist bisher fast unbekannt. Die einzige der oben erwähnten 8 Arten, die bisher im Fluss angetroffen wurde ist *Ricciocarpus natans*, die 3—4. 8. 1948 in AB Karis bei Svartå bruk und Heimos (vor dem Ausfluss in Kyrksjön) von Doz. G. Lohammar und mir beobachtet wurde<sup>1</sup>. Weiter abwärts im Fluss (Landsbro, Åminnefors) konnten wir *Ricciocarpus* nicht an anscheinend der Art passenden Standorten finden. Ebenso suchte ich während der Feldarbeiten im Gebiet speziell nach *Ricciocarpus*, da die ausgedehnten Röhrichte von PW in Fülle der Art anscheinend günstige Standorte darzubieten scheinen. Sicher ist *Ricciocarpus* im Lojo-Gewässer sehr jungen Ursprungs. Der Fundort Hiidensalmi gehört zu den oft besuchten Stellen in dieser floristisch recht gut durchforschten Gegend. Die Art dürfte deshalb bisher nicht Zeit genug gehabt haben um sich bis PW zu verbreiten. Künftige Beobachtungen werden klarlegen können wann dieses geschieht.

Schliesslich sollen hier noch die Arten erwähnt werden, die im inneren PW vorkommen aber nicht aus den dort mündenden süßen Gewässern bisher bekannt sind (hierbei ist freilich zu beachten, dass auch der Lojo-Seenkomples

<sup>1</sup> Auch in AB Lojo (Lohja) Hiidensalmi wurde der für die Provinz neue *Ricciocarpus* von uns 3. 8. 1948 in reichlicher Menge angetroffen. 1949 fand TUOMIKOSKI die Art an noch einem Fundort in Lojo (1949b, S. 127).



nicht Gegenstand einer speziellen Wasserpflanzenuntersuchung war). Diese Arten können also der jetzigen Kenntnis nach kaum von diesen süßen Gewässern aus in PW geraten sein. Auch diese noch im innersten PW wachsenden Arten gehören zu dem das elektrolytenarme,  $\pm$  saure Urgesteinswasser Fennoskandiens meistens deutlich meidenden Artenelement:

<i>Scirpus Tabernaemontani</i>	<i>R. confervoides</i>	<i>Nitella Nordstedtiana</i>
	<i>Callitriche autumnalis</i>	<i>Nitellopsis obtusa</i>
<i>Potamogeton pectinatus</i>	<i>Myriophyllum spicatum</i>	<i>Chara Braunii</i>
<i>P. panormitanus</i>	<i>Utricularia neglecta</i>	<i>Ch. aspera</i>
<i>Zannichellia repens</i>		<i>Cladophora aegagropila</i>
<i>(Ranunculus circinatus)</i>	<i>Fissidens Julianus</i>	

*Ranunculus circinatus* dringt freilich in den untersten Teil von Svartån ein, da die Art aber sonst nicht aus süßem Wasser im Festlandsgebiet Finnlands angetroffen wurde wird sie hier wenigstens bis auf weiteres in diese Gruppe eingereiht. *Ranunculus confervoides* wird von HJELT (1906, S. 225; s. auch HULTÉN 1950, S. 206) aus dem Lojosee Becken angeführt, er bezweifelt aber die Bestimmung. Die Exemplare im HMF sind jetzt unter *R. trichophyllum* eingeordnet. Unzweifelhafte Belege über ein Vorkommen von *R. confervoides* im Lojo-Seenkomplex liegen nicht vor. HJELT (1911, S. 369) sowie HARALD LINDBERG (1908, S. 170; 1916, S. 7) erwähnen auch *Myriophyllum spicatum* aus dem Lojo-Seenkomplex. Belege liegen jedoch nicht im HMF vor und Prof. Dr. HARALD LINDBERG hat mir mitgeteilt, dass er soweit er sich erinnern kann nicht selbst die Art in Lojo gefunden hat. Die Angabe geht vermutlich auf die bei älteren Autoren mangelnde Unterscheidung der *Myriophyllum*-Arten zurück. Jedenfalls darf sie nicht ohne Bestätigung als sicher zitiert werden.

*Einwanderung.* In Bezug auf die Einwanderungsrichtungen der Hydrophyten spielt der Zufall offenbar eine gewisse Rolle. Im Gebiet sind zwei Verbreitungsrichtungen sichtbar. Die Extrataeniaten haben ihr Verbreitungszentrum im äusseren Teil des Gebietes, die Intrataeniaten grossenteils im mittleren, teilweise aber im innersten Teil, und die Ostiotaeniaten im innersten Teil. Hiermit soll aber keineswegs gesagt werden, dass die Diasporen immer aus diesen Gebieten stammen. Oft ist es in Bezug auf Wasserpflanzen mit hydrochor verbreiteten, lange umherschwimmenden Diasporen völlig unmöglich zu sagen von wo aus die Diasporen stammen (vgl. LUTHER 1950a, S. 34). Dieses gilt besonders die Drift des Meeressaumes. In PW ist es in Bezug auf viele Arten wie erwähnt wurde wahrscheinlich, dass die Diasporen der Hauptsache nach aus den Flüssen der Wiek zugeführt wurden, da eine Verbreitung von den Standorten im Uferwasser innerhalb der Röhrichte auf erhebliche Schwierigkeiten stösst und oft nur ornithochor geschehen kann. Die gürtelartig intrataeniat verbreiteten Arten dürften sich der Küste ent-

lang vermutlich vorwiegend ornithochor verbreiten, da eine hydrochore Verbreitung wenigstens um isolierende Landkomplexe herum schwer zu Stande kommt und die zarten Diasporen der meisten dieser Arten nicht längere Zeit in der Meeresdrift lebenskräftig sind. Nicht alle Ostiotaeniaten haben aber ihr Verbreitungszentrum in dem Süßwasser. Einige von ihnen fehlen im Gegenteil gänzlich oder grösstenteils dort (z. B. *Nitella Nordstedtiana*, *Chara Braunii*), sie sind also in ökologischer Hinsicht eher als Intrataeniaten mit geringer Salinitätstoleranz aufzufassen und dürften auch vorwiegend ornithochor verbreitet werden.

Dass die Hydrophyten für auf Grund der jetzigen Verbreitung gemachte Erörterungen der Einwanderungsfragen nicht geeignet sind, geht auch daraus hervor, dass mehrere von ihnen im Gebiet schon in der Litorinazeit vorkamen. Durch weitere Subfossiluntersuchungen können natürlich Aufschlüsse über diese Fragen erhalten werden.

## Literatur.

- ÅBERG, BÖRJE & RODHE, WILHELM 1942: Über die Milieufaktoren in einigen südschwedischen Seen. — *Symb. Bot. Upsal.* **5**: 3. S. 1—256.
- ÅLMQUIST, ERIK 1929: Upplands vegetation och flora. — *Acta Phytogeogr. Suec.* **1**. S. 1—624, Karte 1—431. (Diss. Uppsala.)
- ARWIDSSON, TH. 1926: Studier över sjöarnas vegetation i Lilla Lule älvs vattenområde. — *Arkiv f. Bot.* **20** A: 14. S. 1—31.
- AUROLA, ERKKI 1938: Die postglaziale Entwicklung des südwestlichen Finnlands. — *Bull. Comm. Géol. Finl.* **121**. S. 1—166. (Diss. Helsingfors.)
- BACKMAN, A. L. 1941: *Najas marina* in Finnland während der Postglazialzeit. — *Acta Bot. Fenn.* **30**. S. 1—38.
- BERGROTH, OSSIAN 1894: Anteckningar om vegetationen i gränstrakterna mellan Åland och Åbo-området. — *Acta Soc. F. Fl. Fenn.* **11**: 3. S. 1—78.
- BORGSTRÖM, CARL AUGUST 1930: Anteckningar om strand- och vattenfloran samt vegetationen vid Pojoviken. — Manuskript.
- BRAARUD, TRYGVE 1937: Noen spredte iakttagelser over vannplanter. — *Nytt Mag. f. Naturv.* **77**. S. 82—87.
- BRATTSTRÖM, HANS 1941: Studien über die Echinodermen des Gebietes zwischen Skagerrak und Ostsee, besonders des Öresundes, mit einer Übersicht über die physische Geographie. — *Undersökningar över Öresund* **27**. S. 1—329. (Diss. Lund.)
- BRENNER, WIDAR 1916: Strandzoner i Nylands skärgård. — *Bot. Not.* 1916. S. 173—191.
- 1921: Växtgeografiska studier i Barösunds skärgård. — *Acta Soc. F. Fl. Fenn.* **49**: 5. S. 1—151.
- 1927: Der Standort und die ökologischen Faktoren. — *Bot. Not.* 1927. S. 145—155.
- 1930: Beiträge zur edaphischen Ökologie der Vegetation Finnlands. I. Kalkbegünstigte Moore, Wiesen und Wiesenwälder. — *Acta Bot. Fenn.* **7**. S. 1—97.
- BUCH, KURT 1914: Ueber die Alkalinität, Kohlensäure und Wasserstoffionen-Konzentration in der Pojowiek. — *Fennia* **35**: 3. S. 1—32.
- 1945: Kolsyrejännvikten i Baltiska havet. — *Ibid.* **68**: 5. S. 1—208.
- BURSA, A. & WOJTUSIAK, H. & R. J. 1939: Untersuchungen über die Bodenfauna und Bodenflora der Danziger Bucht unter Anwendung eines Taucherhelms. [I.] — *Bull. Acad. Polon. Sc. Lettr., Cl. Sc. Math. Nat., Ser. B II* 1939. S. 61—97.
- & — 1948: Investigations of the bottom fauna and flora in the Gulf of Gdańsk made by using a diving helmet. II. — *Ibid.*, Ser. B II 1947. S. 213—239.
- CEDERCREUTZ, CARL 1933: Die Characeen Finnlands. — *Mem. Soc. F. Fl. Fenn.* **8**. S. 241—254.
- 1947: Die Gefäßpflanzenvegetation der Seen auf Åland. — *Acta Bot. Fenn.* **38**. S. 1—79.
- DU RIETZ, G. EINAR 1928: Kritik an pflanzensoziologischen Kritikern. — *Bot. Not.* 1928. S. 1—30.

- DU RIETZ, G. EINAR 1929: Factors Controlling the Distribution of Species in Vegetation. — Proc. Int. Congr. Plant Sciences Ithaca N.Y. 1926, Vol. 1. S. 673—675. Menasha Wisc.
- 1931: Life-Forms of Terrestrial Flowering Plants. I. — Acta Phytogeogr. Suec. **3**. S. 1—95.
- 1932: Zur Vegetationsökologie der ostschwedischen Küstenfelsen. — Beih. Bot. Centralbl. **49**: Erg.bd. S. 61—112.
- 1940: Das limnologisch-thalassologische Vegetationsstufensystem. — Verh. Int. Ver. theor. angew. Limnol. **9**. S. 102—110.
- 1947: Wellengrenzen als ökologische Äquivalente der Wasserstandslinien. — Zool. Bidr. fr. Uppsala **25**. S. 534—550.
- 1950: Phytogeographical Excursion to the Maritime Birch Forest Zone and the Maritime Forest Limit in the Outermost Archipelago of Stockholm. — 7. Int. Bot. Congr. Excursion Guide B 1. S. 1—11. Uppsala.
- DU RIETZ, G. EINAR & HANNERZ, ALF G. & LOHAMMAR, GUNNAR & SANTESSON, ROLF & WÄRN, MATS 1939: Zur Kenntnis der Vegetation des Sees Tåkern. — Acta Phytogeogr. Suec. **12**. S. 1—65.
- EGGLETON, FRANK E. 1939: Fresh-Water Communities. — Amer. Midl. Naturalist **21**: 1. S. 56—74.
- EKLUND, OLE 1927: Weitere Versuche über Keimung in Meerwasser. — Mem. Soc. F. Fl. Fenn. **3**. S. 45—88.
- 1931: Über die Ursachen der regionalen Verteilung der Schärenflora Südwest-Finnlands. — Acta Bot. Fenn. **8**. S. 1—133. (Diss. Helsingfors.)
- 1946: Über die Kalkabhängigkeit der Kormophyten SW-Finnlands. — Mem. Soc. F. Fl. Fenn. **22**. S. 166—187.
- EKMAN, SVEN 1931: Vorschlag zu einer naturwissenschaftlichen Einteilung und Terminologie des Baltischen Meeres. — Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **25**. S. 161—183.
- ENGLUND, BENGT 1942: Die Pflanzenverteilung auf den Meeresufern von Gotland. — Acta Bot. Fenn. **32**. S. 1—282. (Diss. Helsingfors.)
- FASSETT, NORMAN C. 1928: The vegetation of the estuaries of Northeastern North America. — Proc. Boston Soc. Nat. Hist. **39**: 3. S. 73—130.
- FAUTH, ADOLF 1903: Beiträge zur Anatomie und Biologie der Früchte und Samen einiger einheimischer Wasser- und Sumpfpflanzen. — Diss. Erlangen. S. 1—48. Jena. (Auch in: Beih. Bot. Centralbl. **14**. S. 327—373.)
- FLAHAULT, CH. & SCHRÖTER, C. 1910: Phytogeographische Nomenklatur. Berichte und Vorschläge. — III<sup>e</sup> Congr. Int. de Botanique Bruxelles 1910. S. 1—29, I—X. Zürich.
- FORBES, S. A. 1887: The Lake as a Microcosm. — Bull. Peoria Scient. Assoc. 1887: Sept. 1—14. (Zitiert nach THIENEMANN 1941.)
- FRIES, THORE C. E. 1925: Über primäre und sekundäre Standortbedingungen. — Sv. Bot. Tidskr. **19**: 1. S. 49—69.
- FROSTERUS, BENJ. 1916: Trakten kring Pojo vikens norra del och Gumnäs-Odnäs militieboställe. — Geol. Komm. i Finl. Agrogeol. kartor **2**. S. 1—82.
- GADECEAU, ÉMILE 1909: Le Lac de Grand-Lieu. — S. 1—155. Nantes.
- VAN GOOR, A. C. J. 1922: De Halophyten en de submerse Phanerogamen. — Flora en Fauna der Zuiderzee. S. 47—53. Den Helder.
- GRANQVIST, GUNNAR 1914: Om de hydrografiska förhållandena i Pojoviken under vintern. — Fennia **35**: 4. S. 1—29.



- GRANQVIST, GUNNAR 1937: Regular Observations of Temperature and Salinity in the Seas around Finland, July 1935—June 1936. — *Havsforskn.inst. Skr.* **109**. S. 1—43.
- 1938: Zur Kenntnis der Temperatur und des Salzgehaltes des Baltischen Meeres an den Küsten Finnlands. — *Fennia* **65**: 2. S. 1—166, I—XXXII. (Auch: *Havsforskn.inst. Skr.* **122**. Diss. Helsingfors.)
- 1940a: Regular Observations of Temperature and Salinity in the Seas around Finland, July 1937—June 1938. — *Havsforskn.inst. Skr.* **126**. S. 1—43.
- 1940b: Regular observations . . ., July 1938—June 1939. — *Ibid.* **129**. S. 1—40.
- 1948a: Den finländska skärgårdens hydrografi. — *Skärgårdsboken* utg. av Nordenskiöld-samf. i Finland. S. 104—133. Helsingfors.
- 1948b: Vattnets salthalt utmed Finlands kust under 1940-talet. — *Geophysica* **3**. S. 127—137.
- 1949: The Increase of the Salinity along the Coast of Finland since 1940. — *Fennia* **71**: 2. S. 1—14.
- GUPPY, H. B. 1892: The River Thames as an Agent in Plant Dispersal. — *Journ. Linn. Soc., Botany* **29**. S. 333—346.
- VON HAARTMAN, LARS 1945: Zur Biologie der Wasser- und Ufervögel im Schärenmeer Südwest-Finnlands. — *Acta Zool. Fenn.* **44**. S. 1—120. (Diss. Helsingfors.)
- HALME, ERKKI 1944: Planktologische Untersuchungen in der Pojo-Bucht und angrenzenden Gewässern. I. Milieu und Gesamtplankton. — *Ann. Zool. Soc. Vanamo* **10**: 2. S. 1—180. (Diss. Helsingfors.)
- HALME, ERKKI & KAARTOTIE, TAUNO 1946: Planktologische Untersuchungen in der Pojo-Bucht und angrenzenden Gewässern. II. Über die Strahlungsverhältnisse im Wasser. — *Ibid.* **11**: 7. S. 1—22.
- HÅRD AV SEGERSTAD, F. 1924: Sydsvenska florans växtgeografiska huvudgrupper. — Diss. Uppsala. S. 1—244. Malmö.
- HAUSEN, H. 1931: Geologisk beskrivning över Ekenästrakten. — *Ekenäs Stad och Bygd. Natur- och kulturskildringar* utg. av JONATAN REUTER. S. 5—37. Ekenäs.
- HÄYRÉN, ERNST 1900: Längs-zonerna i Ekenäs skärgård. — *Geogr. Fören. [i Finl.] Tidskr.* **12**. S. 222—234.
- 1902: Studier öfver vegetationen på tillandningsområdena i Ekenäs skärgård. — *Acta Soc. F. Fl. Fenn.* **23**: 6. S. 1—176.
- 1903: Die Längs-Zonen in den Skären von Ekenäs. — *Medd. Geogr. Fören. i Finl.* **6**. S. 2—3.
- 1909: Björneborgstraktens Vegetation och Kärlväxtflora. — *Acta Soc. F. Fl. Fenn.* **32**: 1. S. 1—266.
- 1910a: Några synpunkter för en monografi över Pojoviken. — *Hembygden* **1**. S. 71—73, 86—89. Helsingfors.
- 1910b: Om tillandningarna i Ekenäs skärgård. — *Studier och anteckn. utg. av Ekenäs samfundet*. S. 1—14. Ekenäs (nur als Sonderdruck; auch S. 21—32 in: HULTMAN, OSKAR & HÄYRÉN, ERNST & HULTMAN, EMMY 1929: *I det gamla Ekenäs*. Helsingfors).
- 1912: Om algvegetationen i Ekenäs skärgård. — *Ibid.* S. 76—86. Ekenäs (auch S. 76—86 in »*I det gamla Ekenäs*«).
- 1913: Om växtgeografiska gränslinjer i Finland. — *Terra* **25**. S. 53—75. (Auch: *Medd. Geogr. Fören. i Finl.* **10**, S. 1—23, mit deutschem Ref., S. 1—8.)
- 1914: Über die Landvegetation und Flora der Meeresfelsen von Tvärminne. — *Acta Soc. F. Fl. Fenn.* **39**: 1. S. 1—193. (Diss. Helsingfors.)
- 1915: Floristiska meddelanden. — *Medd. Soc. F. Fl. Fenn.* **41**. S. 77—80.

- HÄYRÉN, ERNST 1921: Studier över föroreningens inflytande på strändernas vegetation och flora i Helsingfors hamnområde. — *Bidr. t. känned. af Finl. natur och folk* **80**: 3. S. 1—128.
- 1924: Forskarmötets botanisk-geografiska exkursion. — Första period. Forskarmötet 24. 8. 1922, Bd I. S. 88—97. Helsingfors.
- 1925: Notiz über das Überwintern einiger Algen unter dem Eise. — *Medd. Soc. F. Fl. Fenn.* **48**. S. 174—177.
- 1931a: Aus den Schären Südfinnlands. — *Verh. Int. Ver. theor. angew. Limnol.* **5**: 2. S. 488—507.
- 1931b: *Ruppia*- und *Zannichellia*-Formen in den Schären von Ekenäs. — *Mem. Soc. F. Fl. Fenn.* **7**. S. 30—31.
- 1933: Förorening och strandvegetation i Helsingfors hamnområde år 1932. — *Bidr. t. känned. af Finl. natur och folk* **84**: 5. S. 1—38.
- 1934—35: Två anmärkningsvärda fynd av alger. — *Mem. Soc. F. Fl. Fenn.* **10**. S. 288—289.
- 1936a: Botanisk skärgårdsexkursion. — *Nord. (19. Skand.) Naturf. mötet i Helsingfors 1936*. S. 232—235. Helsingfors.
- 1936b: Några bottenassociationer i de inre skärgårdsvattnen i Finland. — *Ibid.* S. 455—456.
- 1940: Die Schärenzonen in Südfinnland. — *Mem. Soc. F. Fl. Fenn.* **15**. S. 189—197.
- 1944: Studier över saprob strandvegetation och flora i några kuststäder i södra Finland. — *Bidr. t. känned. af Finl. natur och folk* **88**: 5. S. 1—120.
- 1945: Om vattnets flora i några städer vid Finska vikens nordkust. — *Mem. Soc. F. Fl. Fenn.* **21**. S. 134—142.
- 1948: Skärgårdens längszoner. — *Skärgårdsboken utg. av Nordenskiöld-samf. i Finland*. S. 241—256. Helsingfors.
- HELA, ILMO 1944: Über die Schwankungen des Wasserstandes in der Ostsee mit besonderer Berücksichtigung des Wasseraustausches durch die dänischen Gewässer. — *Ann. Acad. Scient. Fenn. A I*: 28. S. 1—108. (Auch: *Havsforskn. inst. Skr.* **134**. Diss. Helsingfors.)
- HISINGER, EDV. VICT. EUG. 1857: Flora Fagervikiensis eller Öfversigt af de vid och omkring Fagervik vexande Cotyledoneer och Filices. — *Notiser Sällsk. F. Fl. Fenn. förh.* **3**. S. 1—60.
- HJELT, HJALMAR 1888—1926: *Conspectus Florae Fennicae*. I—VII. — *Acta Soc. F. Fl. Fenn.* **5**, **21**: 1, **30**, **35**, **41**, **51**, **54**.
- HOFFMANN, CURT 1937: Die Pflanzenwelt. — S. 230—248 in: NEUBAUR, R. & JAECKEL, S.: *Die Schlei und ihre Fischereiwirtschaft*. *Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein* **22**: 1.
- HULKONEN, OLAVI 1929: Laiduntamisen vaikutuksesta kasvillisuuteen eräissä Laatokan maatuissa lahdekkeissa. — *Turun Ylioppilas* **1**. S. 205—218.
- 1946: Kasvilajien keskinäisestä suhtautumisesta sekä tämän vaikutuksesta kasvilisuiden muodostumiseen eräissä Laatokan maatuissa lahdekkeissa. (Ref.: Über das gegenseitige Verhalten der Pflanzenarten und dessen Einfluss auf die Vegetationsbildung in einigen verlandenden Buchten des Laatokka-Sees.) — *Ann. Bot. Soc. Vanamo* **21**: 4. S. 1—76.
- HULT, R. 1897: Nyländska dalar. — *Geogr. Fören. [i Finl.] Tidskr.* **9**: 1—6. S. 1—19. (Auch in: *Medd. Geogr. Fören. i Finl.* **4**, S. 1—22, 1899.)
- HULTÉN, ERIC 1950: Atlas över växternas utbredning i Norden. *Fanerogamer och Ormbunksväxter*. — S. 1—119, 1—512. Stockholm.

- HYLANDER, NILS 1941: Förteckning över Skandinavien växter utgiven av Lunds Botaniska Förening. 1. Kärlväxter. 3. uppl. — S. 1—197. Lund.
- 1945: Nomenklatorische und systematische Studien über nordische Gefässpflanzen. — Uppsala Univ. Årsskr. 1945: 7. S. 1—337.
- HVYPPÄ, ESA 1936: Pohjankurun puukuvan geologinen iänmääräys. — Suomen Museo 43. S. 43—52.
- IVERSEN, JOHS. 1929: Studien über die pH-Verhältnisse dänischer Gewässer und ihren Einfluss auf die Hydrophyten-Vegetation. — Bot. Tidsskr. 40: 4. S. 277—333.
- 1934: Studier over Vegetationen i Ringkøbing Fjord for Hvide Sande-Kanalens Genaabning 1931. — JOHANSEN, A. C. & BLEGVAD, H.: Ringkøbing Fjords Naturhistorie i Brakvandsperioden 1915—1931. S. 18—35. København 1933—36.
- 1936: Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. — Diss. Kopenhagen. S. 1—224. Kopenhagen. (Auch: Medd. fra Skalling-Lab. 4.)
- JAATINEN, STIG 1950: Bidrag till kännedom om de åländska sjöarnas strandvegetation. — Acta Bot. Fenn. 45. S. 1—354. (Diss. Helsingfors.)
- JACOBSEN, J. P. 1918a: Hydrografiske Undersøgelser i Randers Fjord. — JOHANSEN, A. C.: Randers Fjords Naturhistorie. S. 141—152. København.
- 1918b: Hydrographische Untersuchungen im Randersfjord (Jylland). — Medd. fra Komm. for Havundersøgelser, Ser. Hydrogr. 2: 7. S. 1—46.
- JALAS, JAAKKO 1950: Zur Kausalanalyse der Verbreitung einiger nordischen Os- und Sandpflanzen. — Ann. Bot. Soc. Vanamo 24: 1. S. 1—347. (Diss. Helsingfors.)
- JÄRNEFELT, H. 1940: Beobachtungen über die Hydrologie einiger Schärenkümpel. — Verh. Int. Ver. theor. angew. Limnol. 9. S. 79—101.
- JENSEN, C. 1939: Skandinavien bladmos flora. — S. 1—535. København.
- JURVA, RISTO 1937: Über die Eisverhältnisse des Baltischen Meeres an den Küsten Finnlands nebst einem Atlas. — Fennia 64: 1. S. 1—248. (Auch: Havsforskn. inst. Skr. 111. Diss. Helsingfors.)
- KALELA, OLAVI 1938: Über die regionale Verteilung der Brutvogelfauna im Flussgebiet des Kokemäenjoki. — Ann. Zool. Soc. Vanamo 5: 9. S. 1—291. (Diss. Helsingfors.)
- KARLING, TOR G. 1937: Ein Apparat zum Auffangen von Kleintieren des Meeressandes. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. 60. S. 387—391.
- KIHLMAN, A. O. 1895: Växtgeografiska meddelanden. — Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 21. S. 2—3.
- KILLINGSTAD, A. 1946: Ferskvannsplanter i Drammensfjordens indre del. — Blyttia 4: 1. S. 11—13.
- KOLBE, R. W. 1927: Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen. — Pflanzenforschung 7. S. 1—146, Taf. I—III.
- 1932: Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen. — Ergebn. der Biol. 8. S. 221—348.
- KOLKWITZ, R. & MARSSON, M. 1908: Ökologie der pflanzlichen Saprobien. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. 26a. S. 505—519.
- KORNAŚ, J. & MEDWECKA-KORNAŚ, A. 1949: Les associations végétales sous-marines dans le golfe du Gdąńsk (Baltique Polonaise). — Bull. Acad. Polon. Sc. Lettr., Cl. Sc. Math. Nat., Ser. B I 1948. S. 71—88.
- & — 1950: Associations végétales sous-marines dans le golfe de Gdąńsk (Baltique polonaise). — Vegetatio 2: 2—3. S. 120—127.
- KOTILAINEN, MAUNO J. 1944: Über Flora und Vegetation der basischen Felsen im östlichen Fennoskandien. I. — Ann. Bot. Soc. Vanamo 20: 1. S. 1—199.

- KOTILAINEN, MAUNO J. 1945: Vesi- ja suokasvien hedelmällisyydestä ja elinvoimaisuudesta geobotaanisina ilmiöinä. — *Luonnon Ystävä* **49**: 5. S. 165—170.
- LAKOWITZ, K. 1929: Die Algenflora der gesamten Ostsee. — S. 1—474. Danzig.
- LEIVISKÄ, IIVARI 1902: Oulun seudun merenrantojen kasvillisuudesta. — *Acta Soc. F. Fl. Fenn.* **23**: 5. S. 1—126.
- 1908: Über die Vegetation an der Küste des Bottinischen Meerbusens zwischen Tornio und Kokkola. — *Fennia* **27**: 1. S. 1—209.
- LEMBERG, BERTEL 1928: Studier över sandsträndernas vegetation på kuststräckan Lappvik—Henriksberg. — *Mem. Soc. F. Fl. Fenn.* **4**. S. 63—85.
- LEVANDER, K. M. 1915: Zur Kenntnis der Bodenfauna und des Planktons der Pojowiek. — *Fennia* **35**: 2. S. 1—39.
- LIDFORSS, BENGT 1907: Die wintergrüne Flora. — *Lunds Univ. Årsskr. N.F. Bd 2, Afd. 2*: 13. S. 1—78.
- LINDBERG, HARALD 1908: Botaniska meddelanden. — *Medd. Soc. F. Fl. Fenn.* **34**. S. 168—170.
- 1911: Kärleväxter. — *Atlas öfver Finland 1910, Kartbladet 20*. S. 32—43. Helsingfors.
- 1914: Resultaten af de phytopaleontologiska undersökningarna inom Raseborgs härad. — *Finska Mosskulturören. årsb. 1913*. S. 404—414.
- 1916: Hvilka vittnesbörd lämnar fytopaleontologin om vårt lands och dess floras utvecklingshistoria sedan istiden samt rörande människans första uppträdande i landet? — *Öfvers. Finska Vet.-Soc. Förh.* **58 C**: 2. S. 1—28.
- LINDBERG, HÅKAN 1937: Ökologiske Studien über die Coleopteren- und Hemipterenfauna im Meere in der Pojo-Wiek und im Schärenarchipel von Ekenäs in Südfinnland. — *Acta Soc. F. Fl. Fenn.* **60**. S. 516—572.
- 1944: Ökologisch-geographische Untersuchungen zur Insektenfauna der Felsentümpel an den Küsten Finnlands. — *Acta Zool. Fenn.* **41**. S. 1—178.
- LINKOLA, K. 1916: Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. I. — *Acta Soc. F. Fl. Fenn.* **45**: 1. S. 1—429. (Diss. Helsingfors.)
- 1932: Vesiemme suurkasvillisuuden ja suurkasvien tutkiminen. — *Luonnon Ystävä* **36**: 2. S. 43—58.
- 1933: Regionale Artenstatistik der Süßwasserflora Finnlands. — *Ann. Bot. Soc. Vanamo* **3**: 5. S. 3—13.
- LOHAMMAR, GUNNAR 1938: Wasserchemie und höhere Vegetation schwedischer Seen. — *Symb. Bot. Upsal.* **3**: 1. S. 1—252. (Diss. Uppsala.)
- LÖNNFORS, FRANS 1936: Wassermengenmessungen in Finnland bis Jahr 1936. — *Medd. fr. Hydrogr. Byrån* **8**. S. 1—65.
- LUMIALA, O. V. 1945: Über die Standortsfaktoren bei den Wasser- und Moorpflanzen sowie deren Untersuchung. — *Ann. Acad. Scient. Fenn. A IV*: 6. S. 1—47.
- LUOTOLA, V. L. 1931: Tutkimuksia Kustavin kasvillisuudesta ja kasvistosta. (Ref.: Untersuchungen über die Schärenvegetation und -Flora im Kirchspiel Kustavi.) — *Ann. Soc. Vanamo* **15**: 5. S. 152—248.
- LUTHER, A. 1901: Ueber die Samenverbreitung bei *Nuphar luteum*. — *Medd. Soc. F. Fl. Fenn.* **27**. S. 76—80.
- 1923: Ueber das Vorkommen von *Protohydra Leuckarti* Greeff, bei Tvärminne nebst komplettierende Bemerkungen über den Bau dieses Polypen. — *Acta Soc. F. Fl. Fenn.* **52**: 3. S. 1—24.



- LUTHER, HANS 1939: Über das Vorkommen von *Utricularia neglecta* Lehm. in Finnland. — Mem. Soc. F. Fl. Fenn. **15**. S. 34—49.
- 1941: *Najas marina* L. funnen i Jakobstads skärgård. — Ibid. **17**. S. 43—50.
- 1945: Studier över den högre vattenvegetationen i Ekenäs skärgård och Pojoviken. — Ibid. **21**. S. 3—15.
- 1947a: Morphologische und systematische Beobachtungen an Wasserphanerogamen. — Acta Bot. Fenn. **40**. S. 1—28.
- 1947b: *Typha angustifolia* L.  $\times$  *latifolia* L. (*T. glauca* Godr.) i Ostfennoskandien. — Mem. Soc. F. Fl. Fenn. **23**. S. 66—75.
- 1947c: Iakttagelser över äkta och oäkta sjöbollar. — Ibid. **23**. S. 92—93.
- 1947d: Missbildungen von *Typha*-Kolben in Finnland. — Ibid. **23**. S. 155—159.
- 1948a: Botaniska iakttagelser på Hailuoto-Karlö. — Ibid. **24**. S. 30—49.
- 1948b: Die Funde von blühenden Lemnaceen in Finnland. — Ibid. **24**. S. 161—170.
- 1948c: Några växtfynd i nordligaste Uppland. — Bot. Not. 1948. S. 274—276.
- 1949: Vorschlag zu einer ökologischen Grundeinteilung der Hydrophyten. — Acta Bot. Fenn. **44**. S. 1—15.
- 1950a: Die Funde von *Zostera marina* in der nördlichen Ostsee. — Mem. Soc. F. Fl. Fenn. **25**. S. 25—36.
- 1950b: Beobachtungen über *Tetramyxa parasitica* Goebel. — Ibid. **25**. S. 88—96.
- 1950c: Traditionen om det felsläende vassfröet. — Nya Argus **43**: 8. S. 114—115. Helsingfors.
- 1950d: Beobachtungen über die fruktifikative Vermehrung von *Phragmites communis* Trin. — Acta Bot. Fenn. **46**. S. 1—18.
- 1950e: Järviruo'on (*Phragmites communis* Trin.) siemenellisestä lisäntymisestä. — Luonnon Tutkija **54**: 3. S. 77—81.
- 1950f: *Ligusticum scoticum* L., ny för Uppland, och andra växter från Öregrunds skärgård. — Bot. Not. 1950. S. 457—462.
- 1951a: Verbreitung und Ökologie der höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäs-Gegend in Südfinnland. II. Spezieller Teil. — Acta Bot. Fenn. **50**. S. 1—370.
- 1951b: Höhere Wasservegetation und Standortsfaktoren in der Ostsee. — Proc. 7. Int. Bot. Congress, Stockholm 1950. Im Druck.
- MAGNUS, P. 1875: Bericht über die botanischen Ergebnisse der Untersuchung der Schleie vom 7. bis 10. Juni 1874. — Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg **17**. S. 1—8.
- MARISTO, LAURI 1935: Näsijärven Aitolahden vesikasvillisuus. (Ref.: Die Wasservegetation der Aitolahdi-Bucht im See Näsijärvi). — Ann. Bot. Soc. Vanamo **6**: 4. S. 1—55.
- 1941: Die Seetypen Finnlands auf floristischer und vegetationsphysiognomischer Grundlage. — Ibid. **15**: 5. S. 1—312. (Diss. Helsingfors.)
- MENTZ, A. 1900: Botaniske Iagttagelser fra Ringkøbing Fjord. — RAMBUSCH, S. H. A.: Studier over Ringkøbing Fjord. S. 66—114. København.
- MISRA, R. D. 1938: Edaphic Factors in the Distribution of Aquatic Plants in the English Lakes. — Journ. of Ecol. **26**: 2. S. 411—451.
- MÖLDER, KARL 1943: Studien über die Ökologie und Geologie der Bodendiatomeen in der Pojo-Bucht. — Ann. Bot. Soc. Vanamo **18**: 2. S. 1—202. (Auch: Bull. Comm. Géol. Finl. **127**. Diss. Helsingfors.)
- MONTFORT, CAMILL 1927: Über Halobiose und ihre Abstufung. — Flora N.F. **21**. S. 433—501.
- MURÉN, AUNE 1934: Tutkimuksia vesikasvien juurista. (Ref.: Untersuchungen über die Wurzeln der Wasserpflanzen.) — Ann. Bot. Soc. Vanamo **5**: 8. S. 1—56.

- NAUMANN, EINAR 1931: Limnologische Terminologie. — ABDERHALDEN, EMIL: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden IX: 8. S. 1—776.
- 1932: Grundzüge der regionalen Limnologie. — Die Binnengewässer **11**. S. 1—176.
- NICHOLS, GEORGE E. 1923: A working basis for the ecological classification of plant communities. — Ecology **4**: 1, 2. S. 11—23, 154—179.
- NIENBURG, WILHELM & KOLUMBE, ERICH 1931: Zur Ökologie der Flora des Wattenmeeres. II. Das Neufelder Watt im Elbmündungsgebiet. — Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, N.F. **21**: 1. S. 73—114.
- NYLANDER, ADOLPHUS ABRAHAMUS 1844: Stirpes cotyledoneae paroeciae Pojo. — Diss. Helsingfors. S. 1—23. Helsingforsiae.
- NYSTRÖM, E. J. 1938: Die Norrlinsche Häufigkeitsskala in graphischer Darstellung. — Mem. Soc. F. Fl. Fenn. **14**. S. 11—13.
- OHLENDORF, OTTO 1907: Beiträge zur Anatomie und Biologie der Früchte und Samen einheimischer Wasser- und Sumpfpflanzen. — Diss. Erlangen. S. 1—110. Osnabrück.
- OLSEN, SIGURD 1944: Danish Charophyta. — K. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Skr. **3**: 1. S. 1—240.
- 1945: The Vegetation in Præstø Fjord. 1. Spermatophyta et Charophyta. — Folia Geogr. Dan. **3**: 4. S. 83—130.
- 1950: Aquatic Plants and Hydrospheric Factors. I—II. — Sv. Bot. Tidskr. **44**: 1, 2. S. 1—34, 332—373.
- OSTENFELD, C. H. 1908: Aalegræssets (*Zostera marina*'s) Vækstforhold og Udbredelse i vore Farvande. — Beretn. fra Danske Biol. Stat. **16**. S. 1—61. (Auch: On the Ecology and Distribution of the Grass-Wrack (*Zostera marina*) in Danish Waters. — Rep. Danish Biol. Stat. **16**.)
- 1918: Randersdalens Plantevækst. — JOHANSEN, A. C.: Randers Fjords Naturhistorie. S. 153—271. København.
- OZOLINA, E. 1931: Ueber die höhere Vegetation des Usma-Sees. — Acta Horti Bot. Univ. Latv. **6**: 1. S. 1—74.
- PALMÉN, E. 1930: Untersuchungen über die Strömungen in den Finnland umgebenden Meeren. — Soc. Scient. Fenn. Comm. Phys.-Math. **5**: 12. S. 1—94.
- 1938: Regular Observations of Temperature and Salinity in the Seas around Finland, July 1936—June 1937. — Havsforskn. inst. Skr. **120**. S. 1—43.
- 1940: Vattenståndsvärden 1937 och 1938. — Ibid. **130**. S. 1—92.
- 1945: Vattenståndsvärden 1939 och 1940. — Ibid. **136**. S. 1—80.
- PALMGREN, ALVAR 1912: Hippophaës rhamnoides auf Åland. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. **36**: 3. S. 1—188. (Diss. Helsingfors.)
- 1921: Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor. — Ibid. **49**: 1. S. 1—113.
- 1922: Über Artenzahl und Areal sowie über die Konstitution der Vegetation. — Acta Forest. Fenn. **22**. S. 1—135.
- 1925: Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter sowie der Zufall und die säkulare Landhebung als pflanzengeographische Faktoren. — Acta Bot. Fenn. **1**: 1. S. 1—143. (Auch: Fennia **46**: 2.)
- 1929: Chance as an Element in Plant Geography. — Proc. Int. Congr. Plant Sciences Ithaca N.Y. 1926, Vol. 1. S. 591—602. Menasha Wisc.
- 1948: Skärgården som objekt för biologisk forskning. — Skärgårdsboken utg. av Nordenskiöld-samf. i Finland. S. 201—241. Helsingfors.
- PALMGREN, PONTUS 1928: Zur Synthese pflanzen- und tierökologischer Untersuchungen. — Acta Zool. Fenn. **6**. S. 1—51.

- PALMGREN, PONTUS 1936: Über die Vogelfauna der Binnengewässer Ålands. — Ibid. 17. S. 1—59.
- PEARSALL, W. H. 1920: The Aquatic Vegetation of the English Lakes. — Journ. of Ecol. 8: 3. S. 163—201.
- 1921: The Development of Vegetation in the English Lakes, considered in relation to the General Evolution of Glacial Lakes and Rock Basins. — Proc. Roy. Soc. Ser. B, 92: 647. S. 259—284.
- 1929: Dynamic Factors Affecting Aquatic Vegetation. — Proc. Int. Congr. Plant Sciences Ithaca N.Y. 1926, Vol. 1. S. 667—672. Menasha Wisc.
- POND, RAYMOND H. 1905: The biological relation of aquatic plants to the substratum. — U.S. Comm. of Fish and Fisheries. Report of the Commissioner for the year ending June 30, 1903. S. 483—526.
- PORTER, H. C. 1894: Abhängigkeit der Breitling- und Unterwarnow-Flora vom Wechsel des Salzgehaltes. — Arch. Ver. Freunde Nat.gesch. Mecklenb. 48: 1. S. 79—105. (Diss. Rostock.)
- RAVN, F. KÖLPIN 1894: Om Flydeevnen hos Frøene af vore Vand- og Sumpplanter. — Bot. Tidsskr. 19. S. 143—188.
- REDIKE, H. C. 1922: Zur Biologie der niederländischen Brackwassertypen. — Bijdr. tot de Dierkunde 22. S. 329—335.
- 1933: Über den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwassers. — Verh. Int. Ver. theor. angew. Limnol. 6: 1. S. 46—61.
- REMANE, A. 1934: Die Brackwasserfauna. (Mit besonderer Berücksichtigung der Ostsee.) — Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1934. S. 34—74.
- ROMELL, LARS-GUNNAR 1926: Über das Zusammenwirken der Produktionsfaktoren. — Jahrb. wiss. Bot. 65. S. 739—777.
- SAMUELSSON, GUNNAR 1934: Die Verbreitung der höheren Wasserpflanzen in Nordeuropa (Fennoskandien und Dänemark). — Acta Phytogeogr. Suec. 6. S. 1—211.
- SCHIMPER, A. F. W. 1898: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. — S. 1—877. Jena.
- SCHOUW, JOAKIM FREDERIK 1822: Grundtræk til en almindelig Plantegeographie. — S. 1—466. Kjøbenhavn.
- SEGERSTRÅLE, SVEN G. 1933: Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern. I. Untersuchungsgebiete, Methodik und Material. — Soc. Scient. Fenn. Comm. Biol. 4: 8. S. 1—62.
- SERNANDER, RUTGER 1901: Den skandinaviska vegetationens spridningsbiologi. — S. 1—459. Upsala.
- 1918: Förna och äfja. — Geol. Fören. i Stockholm Förh. 40: 5. S. 645—710.
- 1927: Zur Morphologie und Biologie der Diasporen. — Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsaliens., Vol. extra ord. edit. S. 1—104.
- SETCHELL, WILLIAM ALBERT 1924: Ruppia and its Environmental Factors. — Proc. National Acad. Sc. 10: 6. S. 286—288.
- 1929: Morphological and Phenological Notes on Zostera marina L. — Univ. of Calif. Publ. in Bot. 14: 19. S. 389—452.
- SKOTTSBERG, CARL 1913: Einige Beobachtungen über das Blühen bei Potamogeton. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. 37: 5. S. 1—15.
- SOVERI, JORMA 1940: Die Vogelfauna von Lammi, ihre regionale Verbreitung und Abhängigkeit von den ökologischen Faktoren. — Acta Zool. Fenn. 27. S. 1—176. (Diss. Helsingfors.)

- STAMMER, H. J. 1928: Die Fauna der Ryckmündung, eine Brackwasserstudie. — Zeitschr. Morph. u. Ökol. d. Tiere **11**: 1—2. S. 36—101.
- STEEMANN NIELSEN, E. 1944: Havets Planteverden i økologisk og produktionsbiologisk Belysning. — Skr. Komm. Danm. Fiskeri- og Havunders. **13**. S. 1—108.
- STENIJ, S. E. 1938: Vattenståndsvärden 1935 och 1936. — Havsforskn. inst. Skr. **112**. S. 1—92.
- STENIJ, S. E. & HELA, ILMO 1947: Suomen merenrannikoiden vedenkorkenkuisen lukuisuudet. (Ref.: Frequency of the Water Heights on the Finnish Coasts.) — Ibid. **138**. S. 1—21.
- STRÖM, KARE MÜNSTER 1946: The »Trophic» Lake Types. — Blyttia **4**. S. 78—80.
- SUNDSTRÖM, KURT ERIK 1927: Ökologisch-geographische Studien über die Vogelfauna der Gegend von Ekenäs. — Acta Zool. Fenn. **3**. S. 1—170.
- THIENEMANN, AUGUST 1923: Die Gewässer Mitteleuropas. — Handbuch der Binnenfischerei Mitteleur. I. S. 1—84. Stuttgart.
- 1925: Die Binnengewässer Mitteleuropas. — Die Binnengewässer **1**. S. 1—255.
- 1941: Leben und Umwelt. — Bios **12**. S. 1—122.
- THUNMARK, SVEN 1931: Der See Fiolen und seine Vegetation. — Acta Phytogeogr. Suec. **2**. S. 1—198.
- TRAHMS, OTTO-KARL 1940: Beiträge zur Ökologie küstennaher Brackwässer. 2. Die Bodenfauna und Bodenflora des Grossen Jasmunder Boddens. — Arch. f. Hydrobiol. **36**. S. 1—35.
- TUOMIKOSKI, R. 1937: Vorläufige Mitteilung über die Revision des Calliergon giganteum-Materials sowie einiger Plagiothecium-Arten im Herbarium Musei Fennici. — Ann. Bot. Soc. Vanamo **9**: 7. S. 39—44.
- 1940a: Muutamista vesiemme ja rantojemme sammalista. — Luonnon Ystävä **44**: 1—3. S. 33—42.
- 1940b: Calliergon megalophyllum Mikut. und Drepanocladus capillifolius (Warnst.) Warnst. in Finnland. — Ann. Bot. Soc. Vanamo **15**: 3. S. 1—29.
- 1949a: Über die Kollektivart Drepanocladus exannulatus (Br. eur.) Warnst. — Ibid. **23**: 1. S. 1—44.
- 1949b: Ricciocarpus natans (L.) Corda Lohjalta. — Luonnon Tutkija **53**: 4. S. 127.
- ULVINEN, ARVI 1937: Untersuchungen über die Strand- und Wasserflora des Schärenhofes am mittleren Mündungsarm des Flusses Kymijoki in Südfinnland. — Ann. Bot. Soc. Vanamo **8**: 5. S. 1—152. (Diss. Helsingfors.)
- VAARAMA, ANTERO 1938: Wasservegetationsstudien am Grossee Kallavesi. — Ibid. **13**: 1. S. 1—314. (Diss. Helsingfors.)
- VAHERI, ERKKI 1932: Jyväsjärven kasvillisuus. (Ref.: Die Vegetation des Jyväsjärvi-Sees.) — Ibid. **3**: 1. S. 1—51.
- VÄLIKANGAS, ILMARI 1926: Planktologische Untersuchungen im Hafengebiet von Helsingfors. I. — Acta Zool. Fenn. **1**. S. 1—298. (Diss. Helsingfors.)
- 1933: Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet. — Verh. Int. Ver. theor. angew. Limnol. **6**: 1. S. 62—112.
- VALOVRTA, E. J. 1937: Untersuchungen über die säkulare Landhebung als pflanzengeographischer Faktor. — Acta Bot. Fenn. **20**. S. 1—173. (Diss. Helsingfors.)
- VOUK, V. & BENZINGER, F. 1929: Some preliminary Experiments on Physiology of Charophyta. — Acta Bot. Inst. Bot. Univ. Zagrebens. **4**. S. 64—76.
- WÄRN, MATS 1948: Algvegetationen vid Upplands klippstränder. — HÖRSTADIUS, SVEN & CURRY-LINDAHL, KAI (Red.): Natur i Uppland. S. 252—260. Stockholm.



- WÆRN, MATS 1950: Algological Excursions to the Middle Part of the Swedish East Coast. — 7. Int. Bot. Congr. Excursion Guide B 3 & C III a. S. 1—38. Uppsala.
- WARMING, EUG. 1906: Dansk Plantevækst. 1. Strandvegetation. — S. 1—325. København.
- WESENBERG-LUND, C. 1908: Die littoralen Tiergesellschaften unserer grösseren Seen.  
a) Die Tiergesellschaften des Brandungsufers. — Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **1**. S. 574—609.
- 1917: Furesøstudier. — K. Danske Vidensk. Selsk. Skr., Naturv. & Math. Afd., 8. Række **3**: 1. S. 1—208.
- WITTING, ROLF 1914: Kort öfversikt af Pojovikens hydrografi. — Fennia **35**: 1. S. 1—18.
- 1943: Landhöjningen utmed Baltiska havet under åren 1898—1927. — Ibid. **68**: 1. S. 1—40.

# VERZEICHNIS DER KARTEN.

Karte	Seite
1 Schärenzonen, hydrographische Stationen und Salinitätsschwankungen .....	15
2 Grenzen der naturwissenschaftlichen Provinzen (—•—•) und der Kirchspiele (— — —), Ortsnamen .....	185
3 Innengrenzen höherer Wasserpflanzen .....	186
4 Aussengrenzen höherer Wasserpflanzen .....	187

## Verbreitungskarten

18 Acorus Calamus .....	195
32 Alisma Plantago-aquatica .....	200
24 Butomus umbellatus .....	197
93 Calliergon megalophyllum .....	229
71 Callitriche autumnalis .....	218
50 C. polymorpha .....	241
49 C. verna .....	211
43 Ceratophyllum demersum .....	208
77 Chara aspera .....	224
82 Ch. baltica .....	226
83 Ch. Braunii .....	227
81 Ch. canescens .....	226
78 Ch. fragilis .....	225
42 Ch. tomentosa .....	207
11 Cladophora aegagropila .....	194
73 Crassula aquatica .....	220
99 Drepanocladus aduncus .....	231
96 D. capillifolius .....	230
97 D. procerus .....	230
95 D. Sendtneri .....	230
98 D. trichophyllus .....	230
94 D. tundrae .....	229
51 Elatine Hydropiper .....	211
52 E. triandra .....	211
64 Elodea canadensis .....	214
16 Equisetum fluviatile .....	195
91 Fissidens Julianus .....	229
89 Fontinalis antipyretica .....	228
90 F. hypnoides .....	228
5 Fucus vesiculosus (• epilithisch, O nur lose in der Drift) .....	188
17 Glyceria maxima .....	195
75 Hippuris vulgaris .....	222

## Karte

## Seite

67	<i>Hydrocharis Morsus-ranae</i> (2 mit ○ bezeichnete F jedoch <i>Ranunculus obtusiflorus</i> , vgl. Karte 68) .....	216
58	<i>Isoetes echinospora</i> .....	213
60	<i>I. lacustris</i> .....	213
25	<i>Juncus bulbosus</i> .....	197
66	<i>Lemna minor</i> .....	216
26	<i>L. trisulca</i> .....	197
74	<i>Limosella aquatica</i> .....	221
59	<i>Littorella uniflora</i> .....	213
54	<i>Myriophyllum alterniflorum</i> .....	212
72	<i>M. spicatum</i> .....	219
53	<i>M. verticillatum</i> .....	212
41	<i>Najas marina</i> .....	206
61	<i>Nitella flexilis</i> .....	214
80	<i>N. Nordstedtiana</i> .....	226
79	<i>N. Wahlbergiana</i> .....	226
62	<i>Nitellopsis obtusa</i> .....	214
30	<i>Nuphar luteum</i> .....	198
29	<i>Nymphaea alba</i> .....	198
6	<i>Phragmites communis</i> .....	189
28	<i>Polygonum amphibium</i> .....	198
22	<i>Potamogeton alpinus</i> .....	196
37	<i>P. filiformis</i> .....	202
86	<i>P. gramineus</i> .....	227
27	<i>P. natans</i> .....	198
23	<i>P. nitens</i> .....	197
85	<i>P. obtusifolius</i> .....	227
39	<i>P. panormitanus</i> .....	204
38	<i>P. pectinatus</i> .....	203
31	<i>P. perfoliatus</i> .....	199
63	<i>P. praelongus</i> .....	214
21	<i>P. pusillus</i> .....	196
44	<i>Ranunculus circinatus</i> .....	209
45	<i>R. confervoides</i> .....	210
68	<i>R. obtusiflorus</i> (2 mit ○ bezeichnete F jedoch auf Karte 67) .....	216
65	<i>R. reptans</i> .....	215
87	<i>R. sp. (trichophyllus?)</i> .....	228
92	<i>Rhynchosstegium riparioides</i> .....	229
35	<i>Ruppia brachypus</i> .....	200
34	<i>R. rostellata</i> .....	200
14	<i>R. spiralis</i> .....	194
33	<i>Sagittaria sagittifolia</i> .....	200
70	<i>Scirpus acicularis</i> .....	217
12	<i>Sc. lacustris</i> .....	194
9	<i>Sc. maritimus</i> .....	192
69	<i>Sc. parvulus</i> .....	216
10	<i>Sc. Tabernaemontani</i> .....	193
84	<i>Sparganium Friesii?</i> .....	227

Karte		Seite
19	<i>Sparganium minimum</i> .....	196
15	<i>Sp. ramosum</i> .....	195
20	<i>Sp. simplex</i> .....	196
46	<i>Subularia aquatica</i> (2 mit O bezeichnete F jedoch <i>Zannichellia pedunculata</i> , vgl. Karte 47) .....	210
36	<i>Tolypella nidifica</i> .....	201
7	<i>Typha angustifolia</i> .....	190
88	<i>T. angustifolia</i> × <i>latifolia</i> .....	228
8	<i>T. latifolia</i> .....	191
55	<i>Utricularia intermedia</i> .....	212
56	<i>U. minor</i> .....	212
76	<i>U. neglecta</i> .....	223
57	<i>U. vulgaris</i> .....	213
48	<i>Zannichellia major</i> .....	210
47	<i>Z. pedunculata</i> (2 mit O bezeichnete F jedoch auf Karte 46) .....	210
40	<i>Z. repens</i> .....	205
13	<i>Zostera marina</i> .....	194
100	Die Untersuchungsintensität (vgl. S. 55). Rote Punkte: Untersuchungs- flächen mit höherer Wasservegetation. Grüne Punkte: Untersuchungs- flächen ohne höhere Wasservegetation.	Bei- lage

Druck abgeschlossen 17. 3. 1951.







1. Meereszone. Den Brandungen ausgesetzter Felsboden. Nur epilithische Vegetation. — Hästö-Busö Skarvkyrkan. Phot. Esko Suomalainen.



2. Äussere Küstenzone. Die seichten, innersten, geschützten Teile sackartiger Wieke. Sandboden, 14 cm Niedrigwasser. — Tvärminne Björkskär 28. 8. 1937. Phot. Karl Luther.



1. Äussere Schärenzone. Stein-Grusboden in etwas exponierter Lage. 14 cm Niedrigwasser. — Tvärminne Långholmsbranten 28. 8. 1937. Phot. Karl Luther.



2. Äussere Schärenzone. Sand-Gyttjaboden mit *Phragmites* (vgl. S. 150 und ältere Abb. ohne *Phragmites* z. B. in HÄYRÉN 1931a, S. 498). Die schwarzen Flecke: angehakter loser *Fucus vesiculosus*. — Tvärminne Klobbviken 12. 8. 1932. Phot. Esko Suomalainen.



1. Innere Schärenzone. Gytjaboden mit reicher Vegetation (S. 151). Lose Algenwatten an der Oberfläche und den basalen Teilen von *Scirpus Tab.* 15 cm Niedrigwasser. — Tvärminne Bysundet 29. 8. 1937. Phot. Karl Luther.



2. Innere Schärenzone. Seichte Flada (0,4 m tief), von *Scirpus maritimus* umsäumt. Gytjaboden (S. 152). — Tvärminne Namnsholmssundet. Phot. Verf.



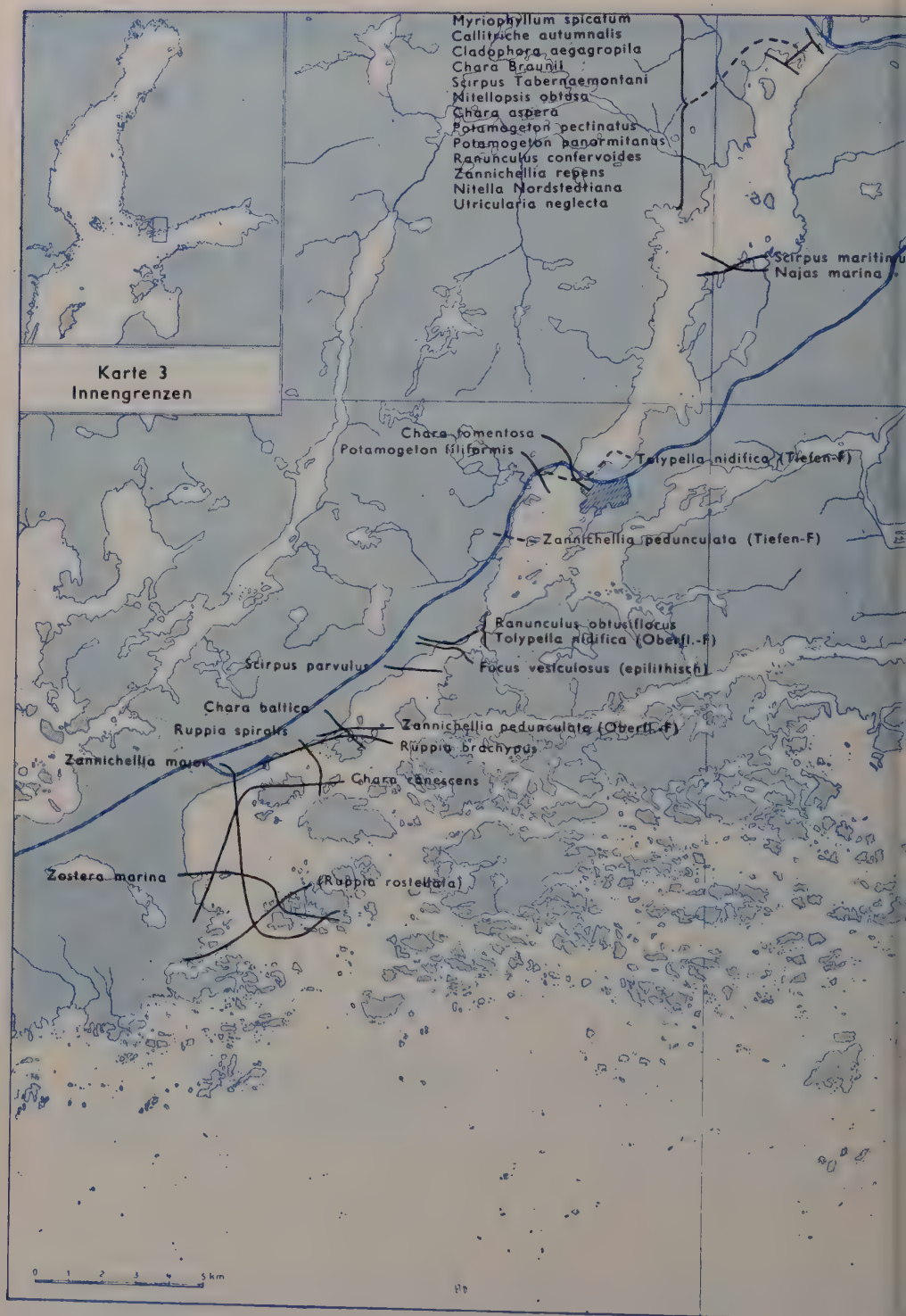


1. Pojowiek. Weideufer mit Ton-Gyttjaboden. Uferwärts von *Phragmites* ein *Scirpus lacustris*-Bestand und *Polygonum amphibium*. — Baggbj Harudd 7. 8. 1938.  
Phot. Helge O. Backlund.

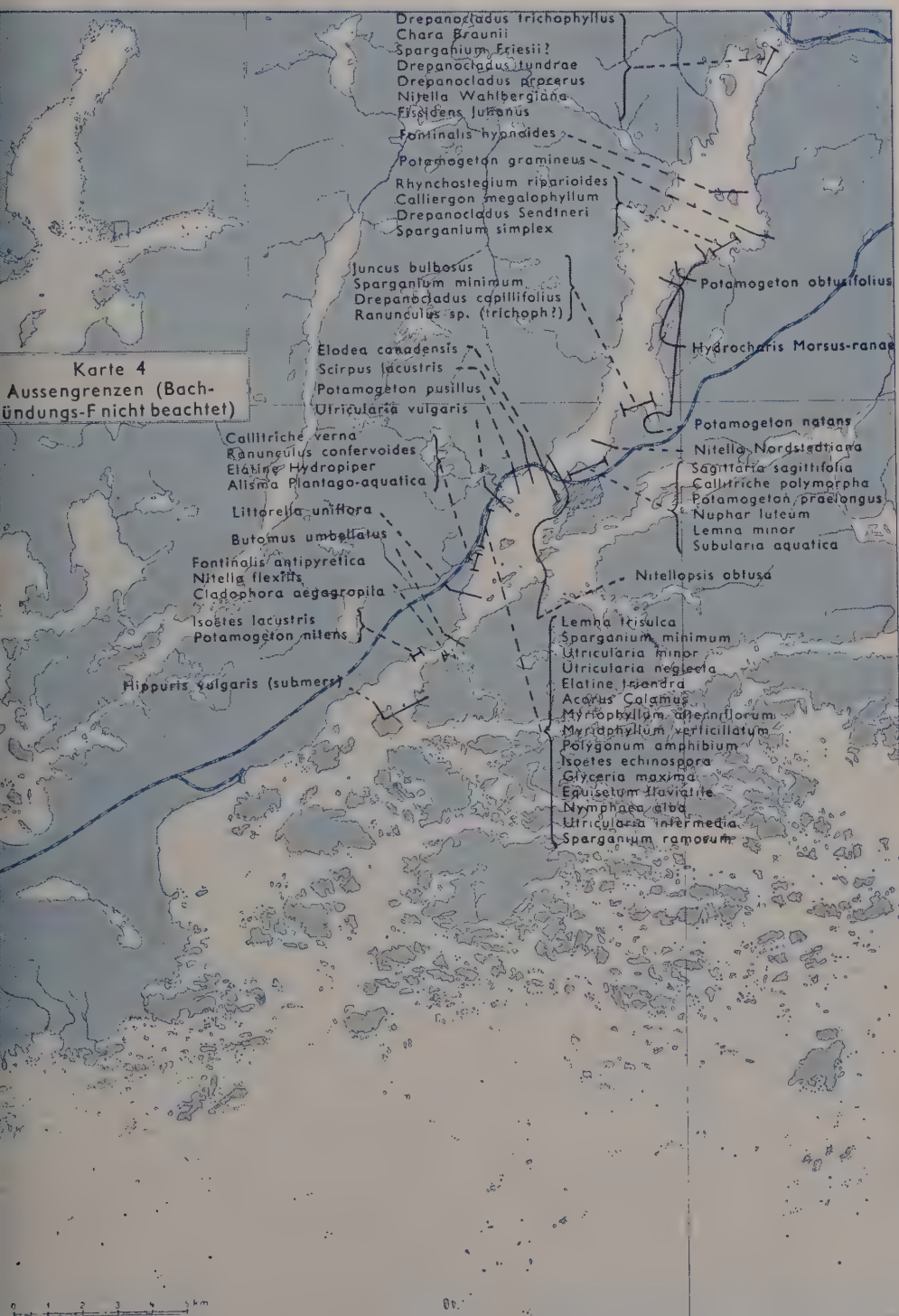


2. Pojowiek. Öffnung im Röhricht auf Stein-Tonboden (mit *Isoëtes lac.*, *Littorella*, *Myrioph. alt.* und *Potamoget. nitens*). Das Exkursionsboot mit Lotapparat. — Baggbj Harudd 7. 8. 1938. Phot. Helge O. Backlund.

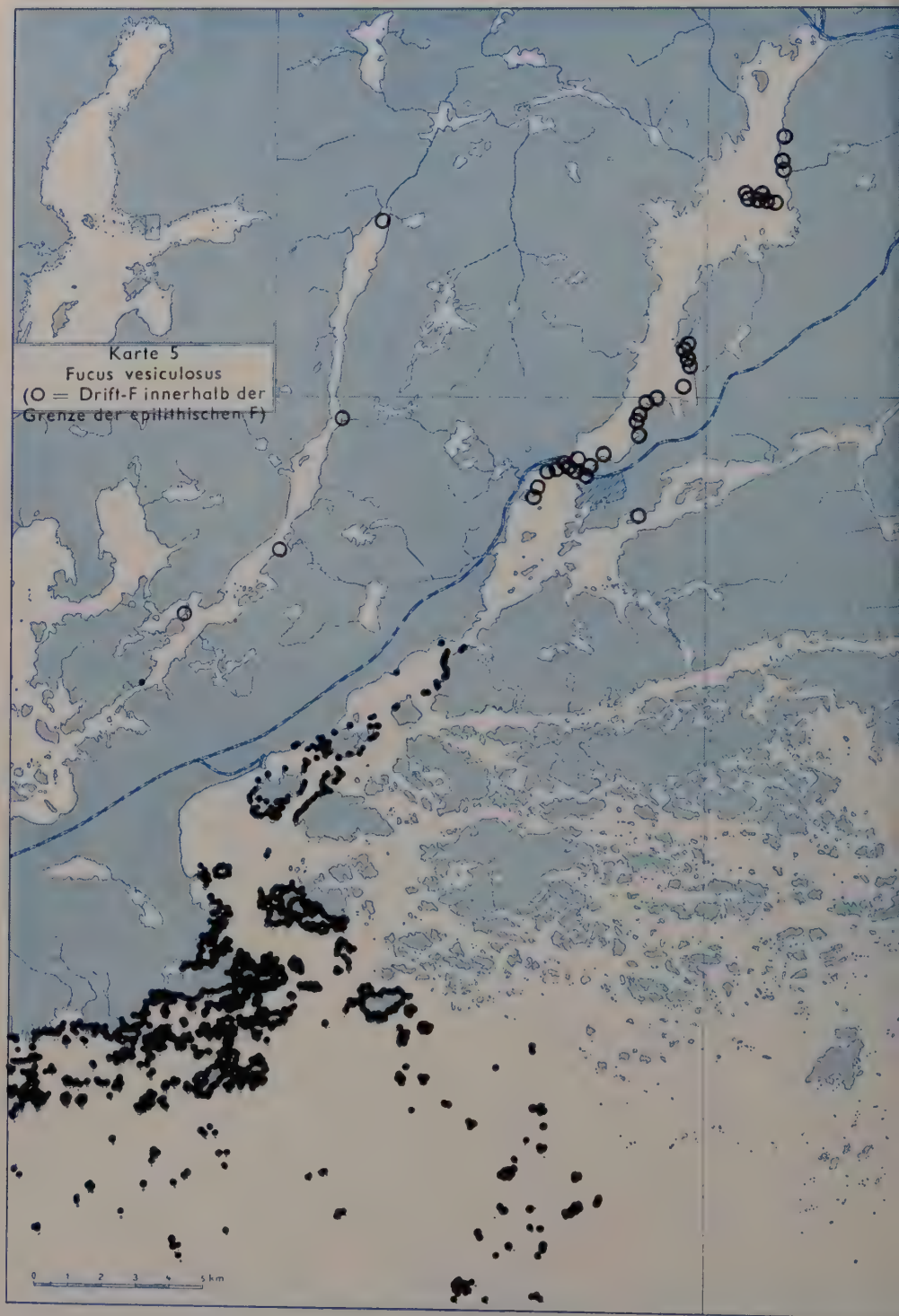


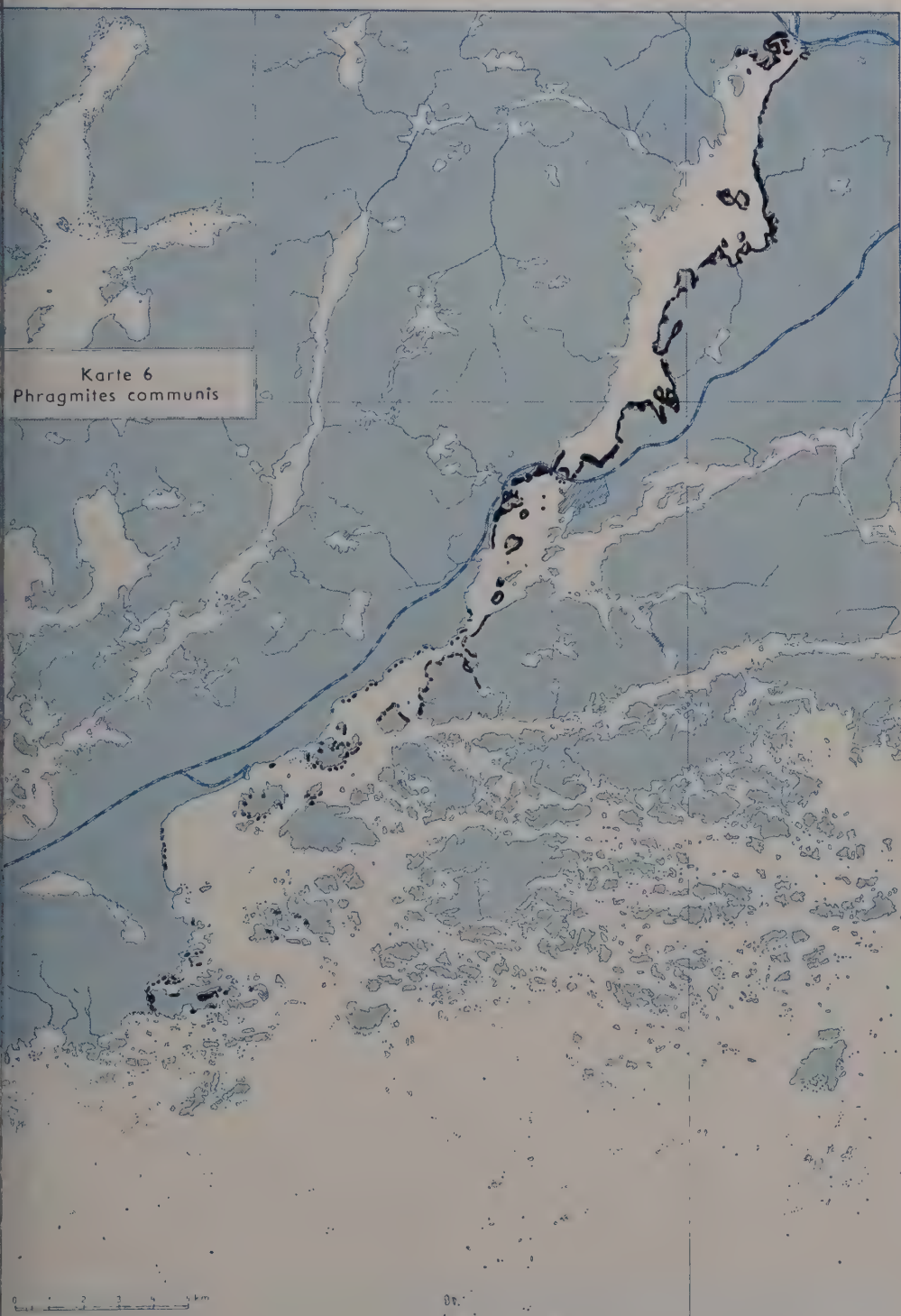




















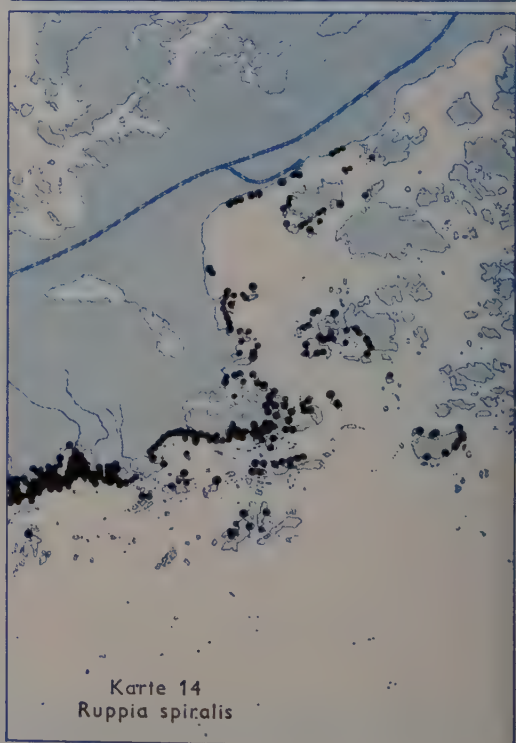
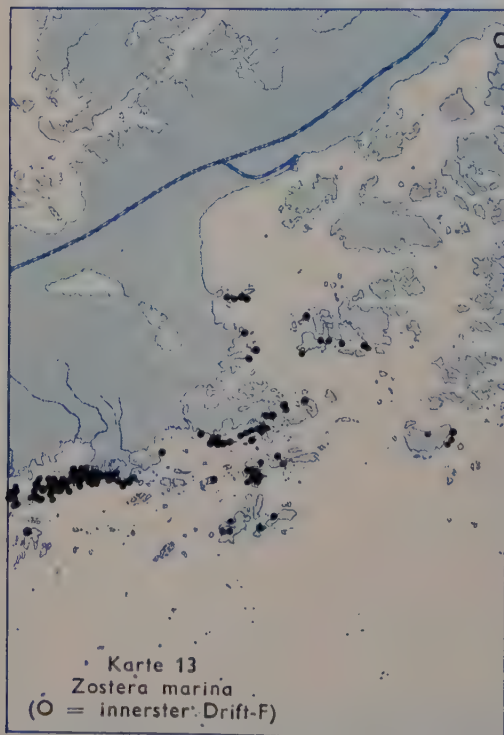
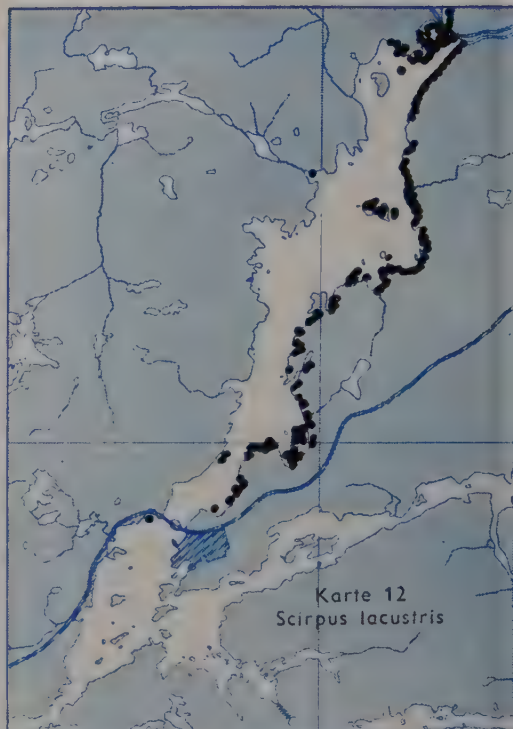


Karte 10  
*Scirpus Tabernaemontani*

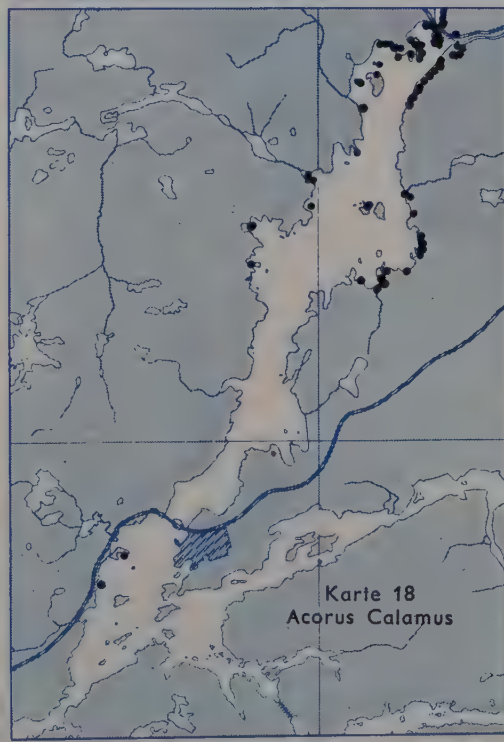
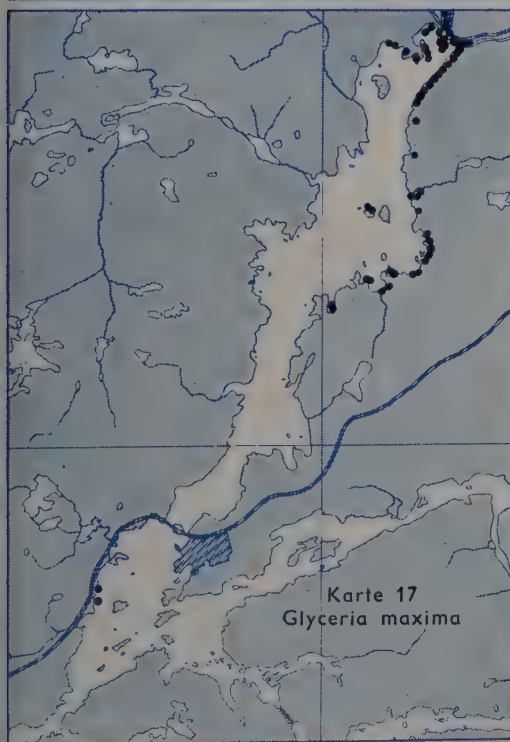
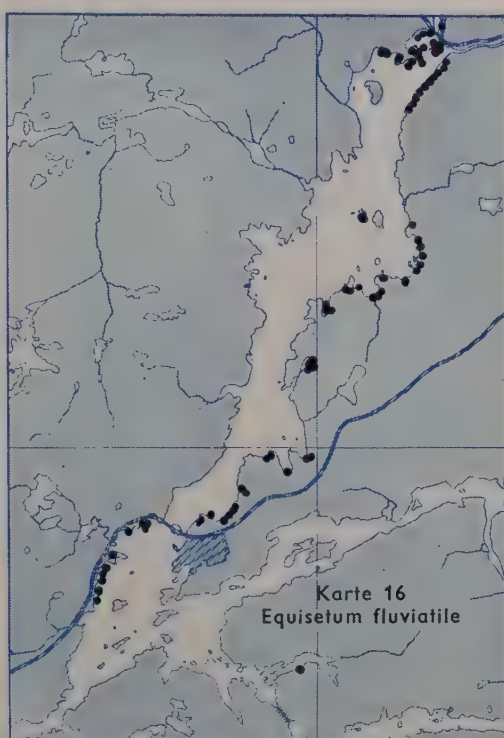
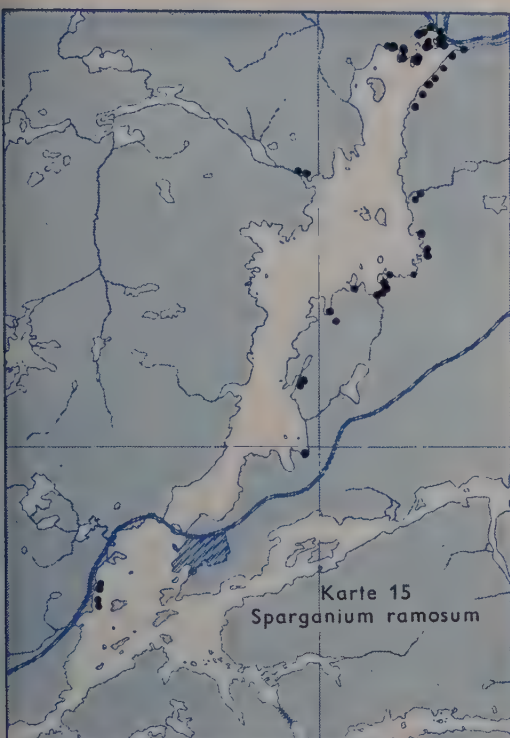
0 1 2 3 4 5 km

00.

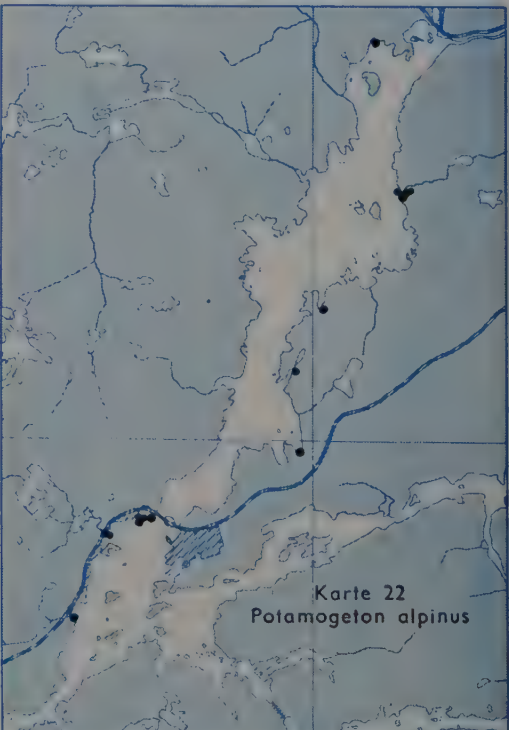
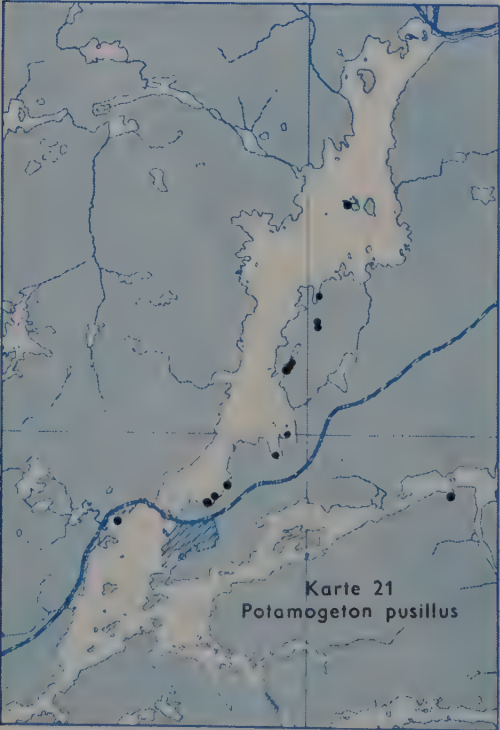
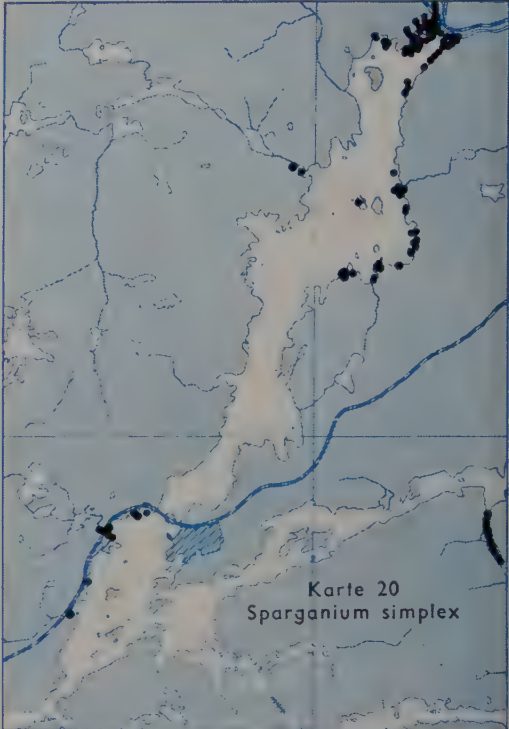
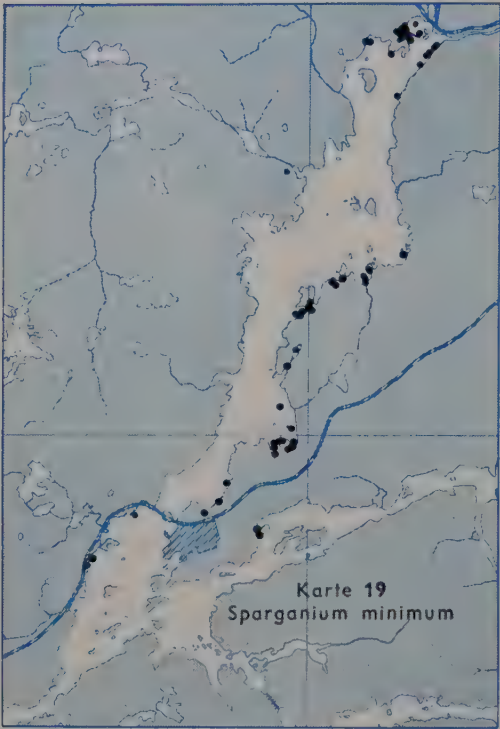


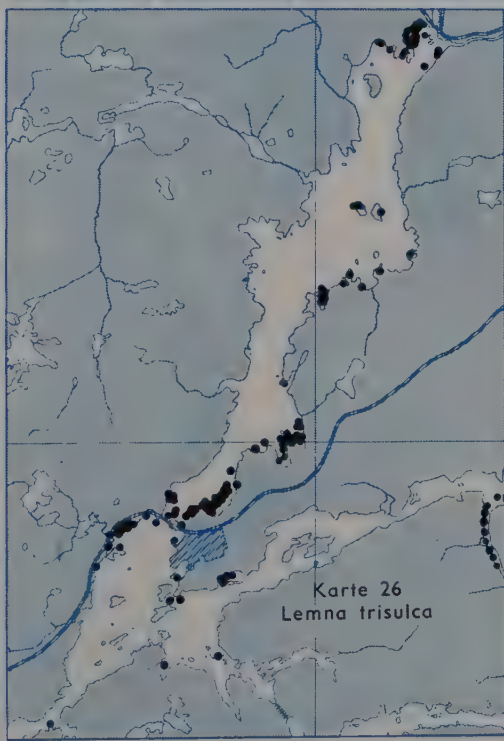
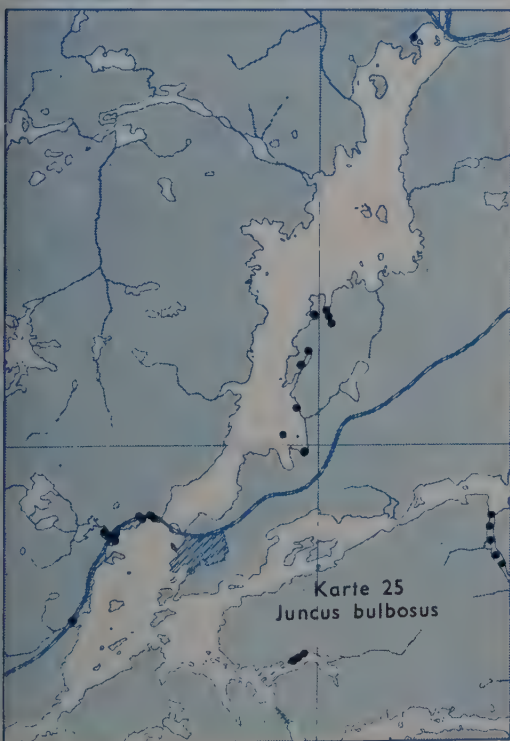
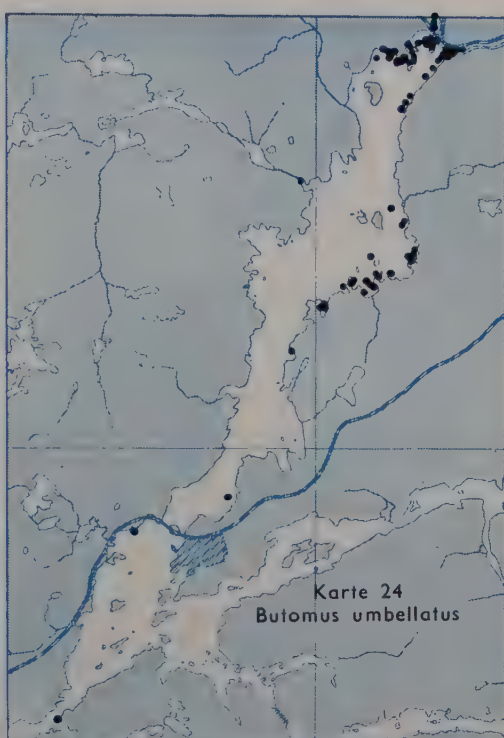
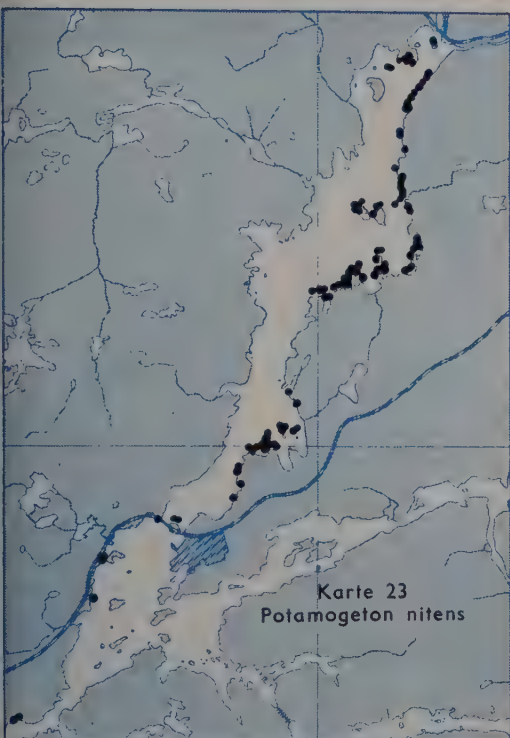


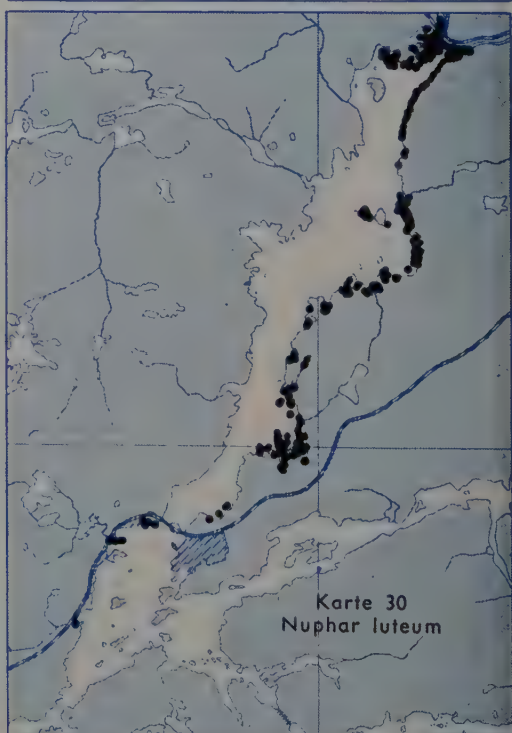
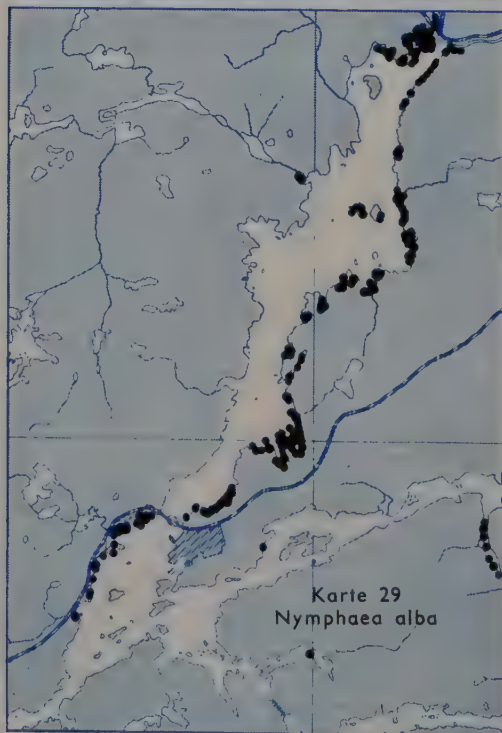
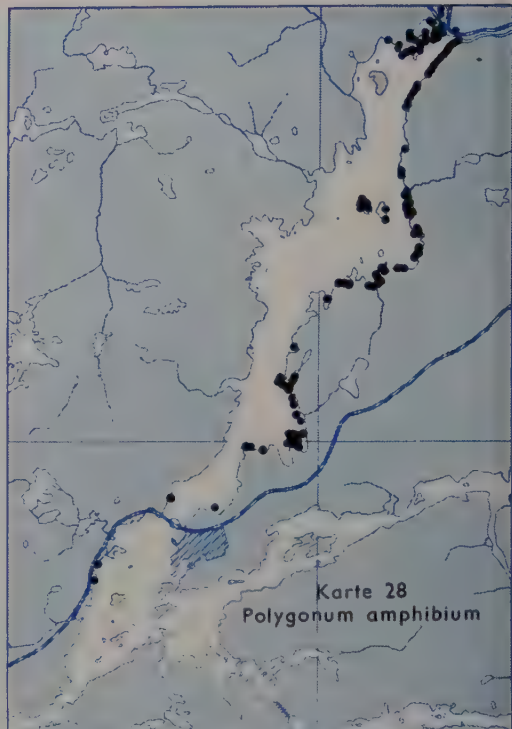
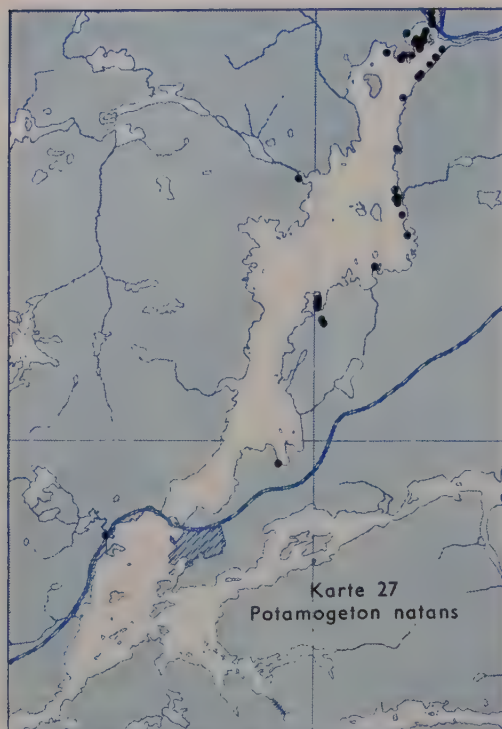








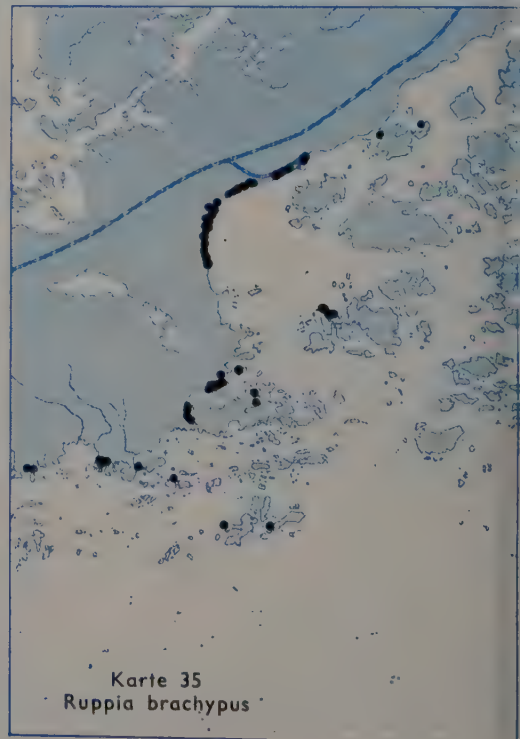
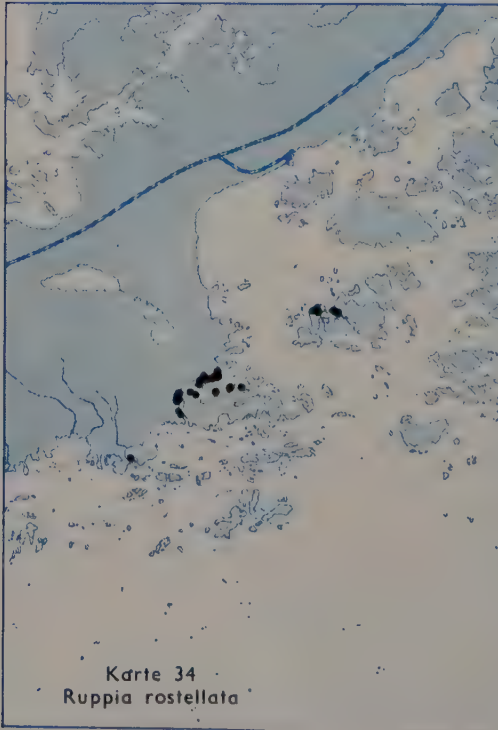
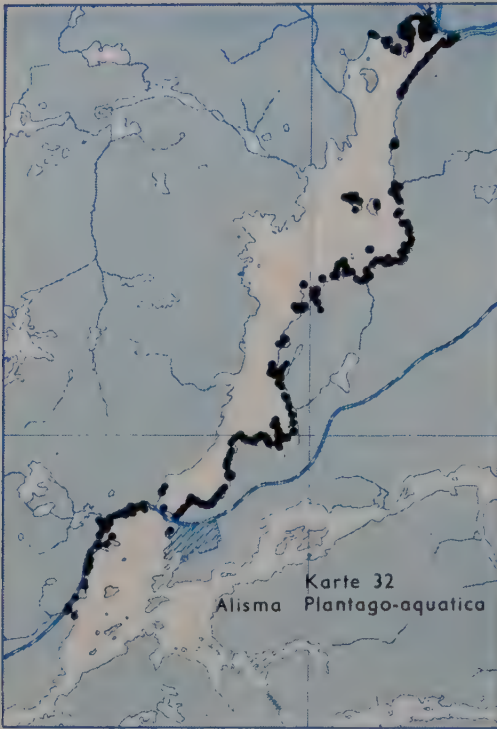






















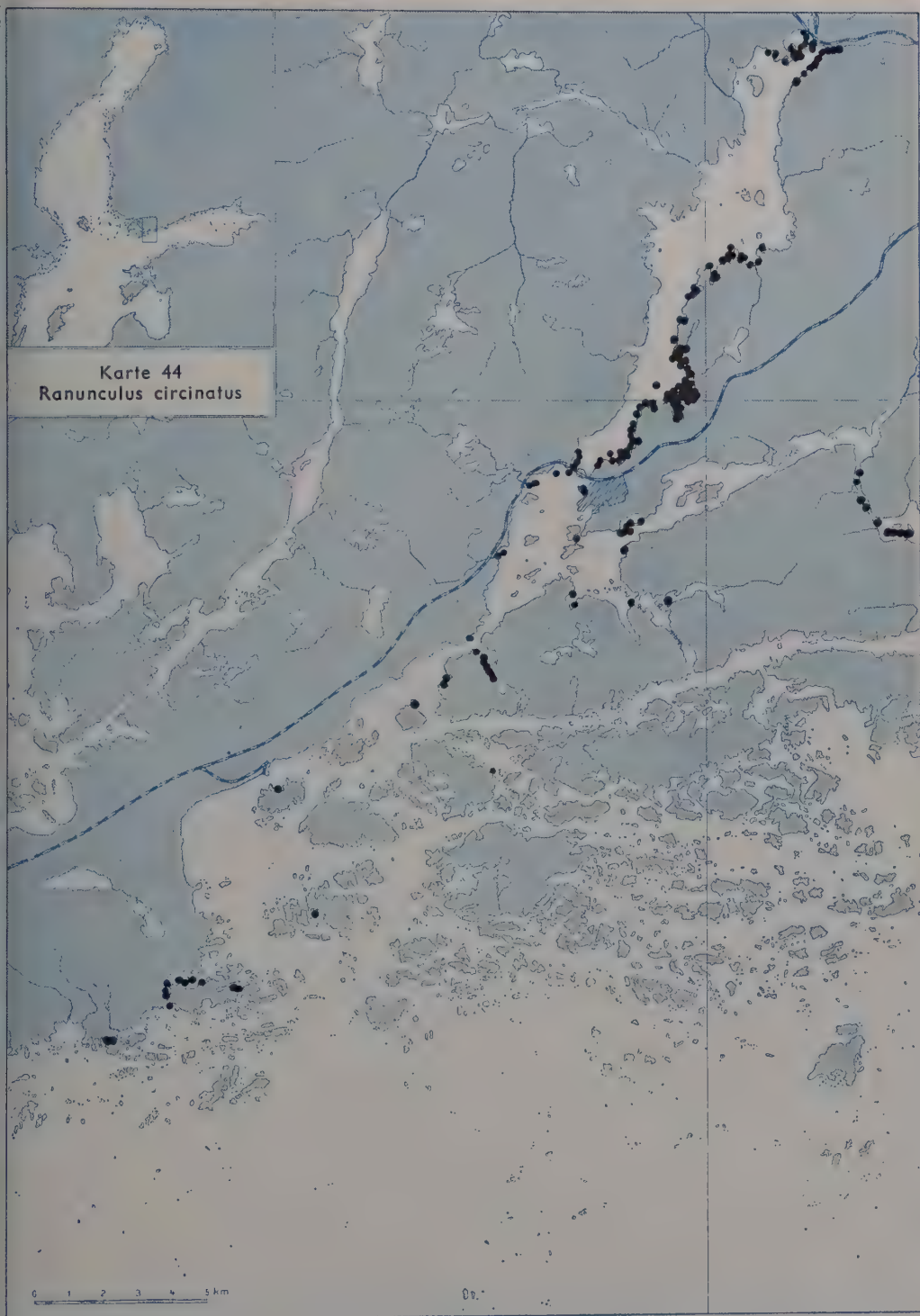


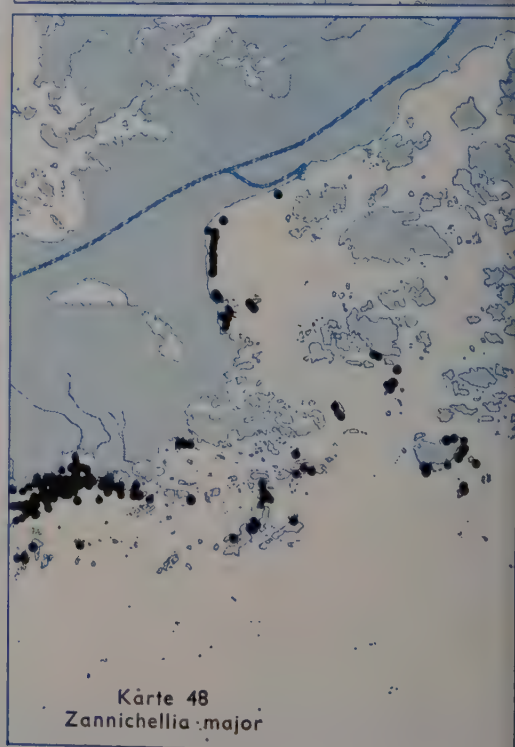
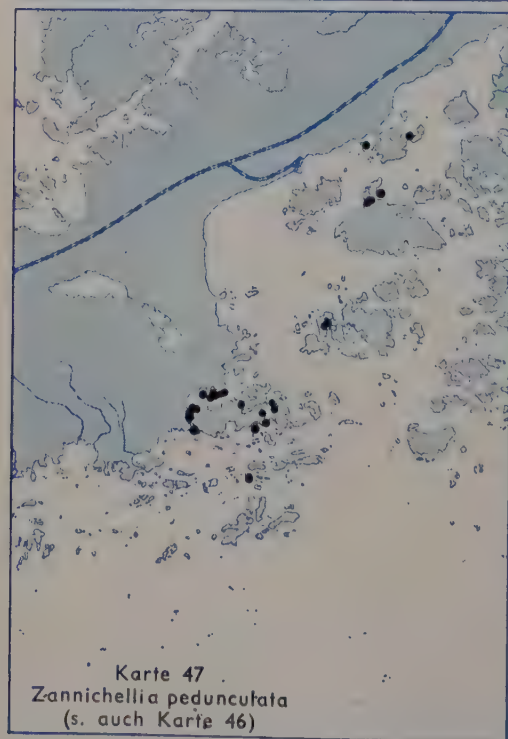
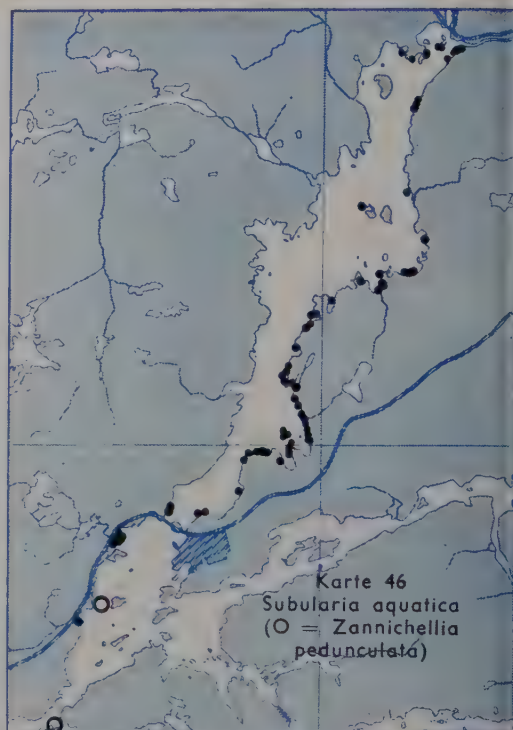
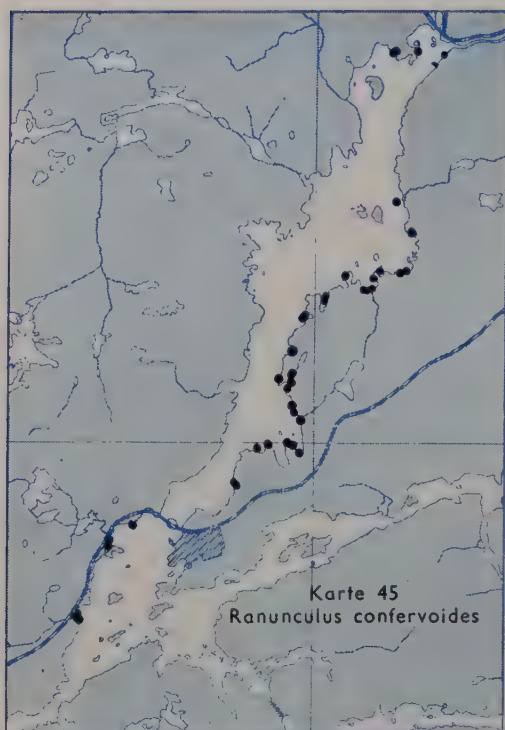




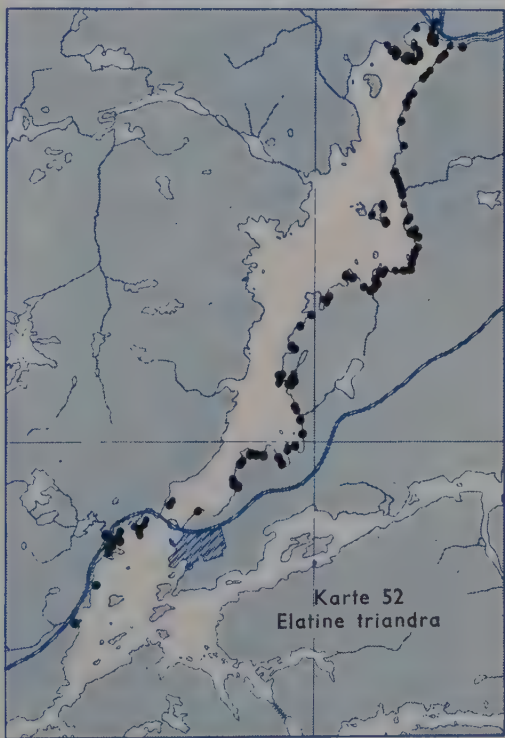
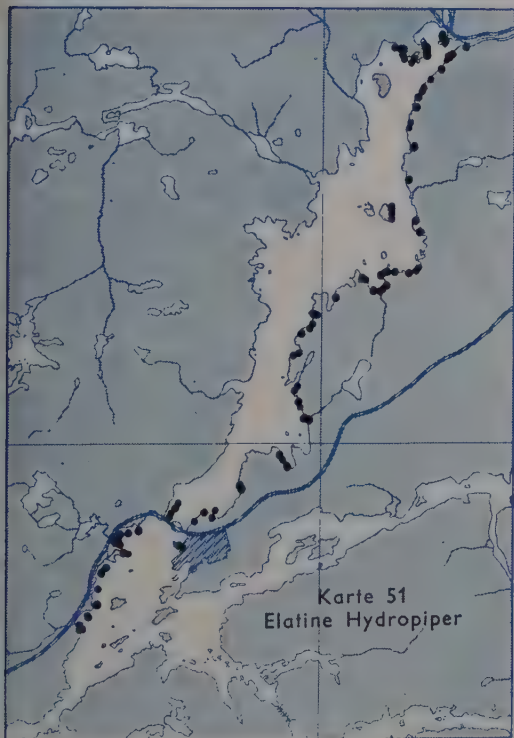
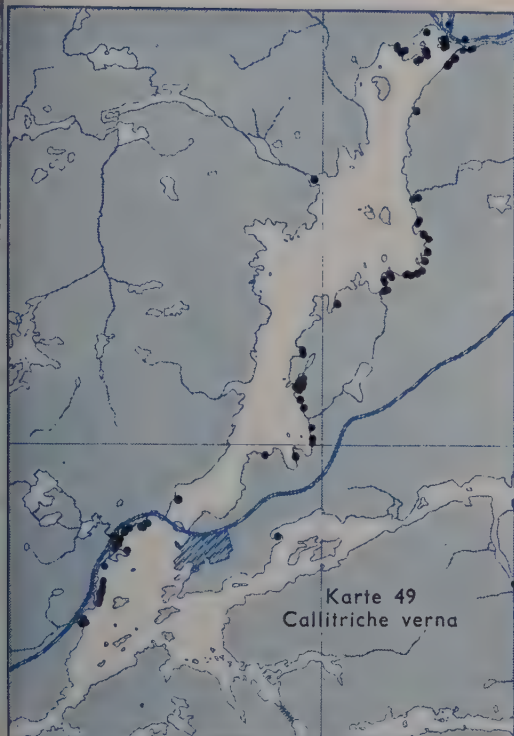




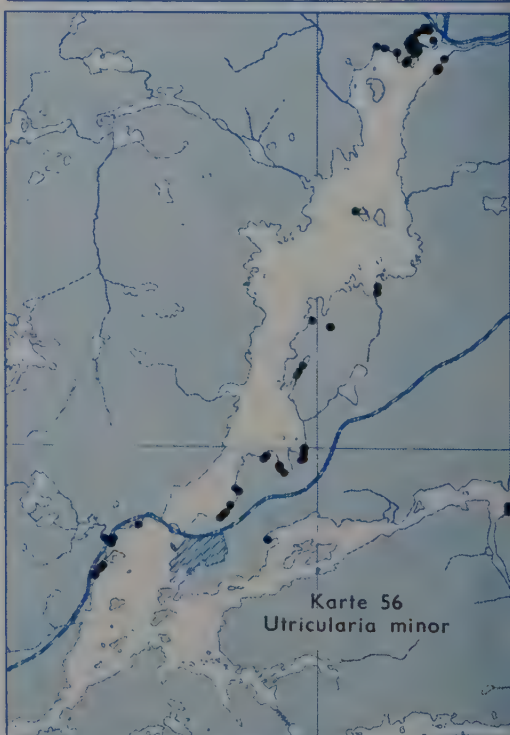
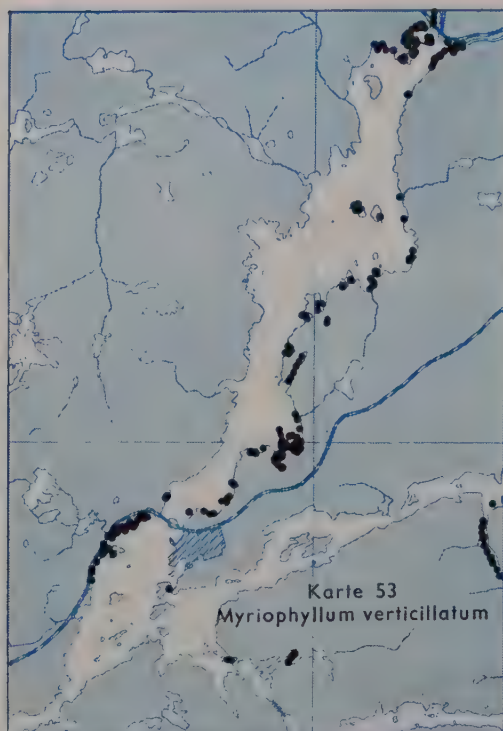


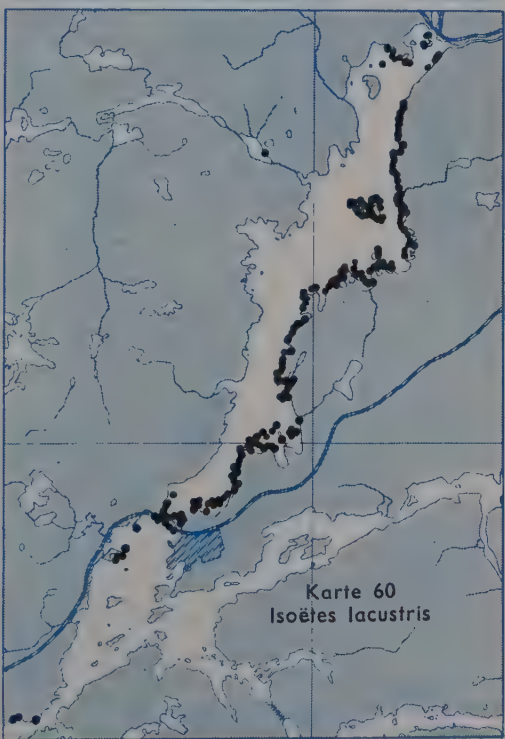
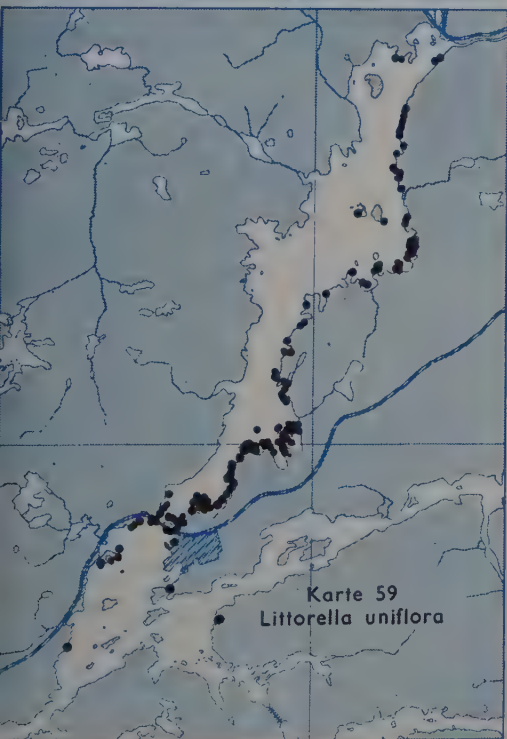
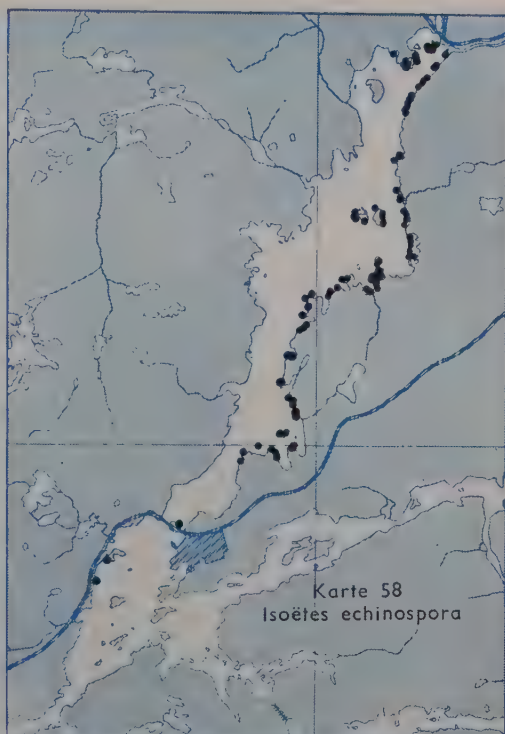
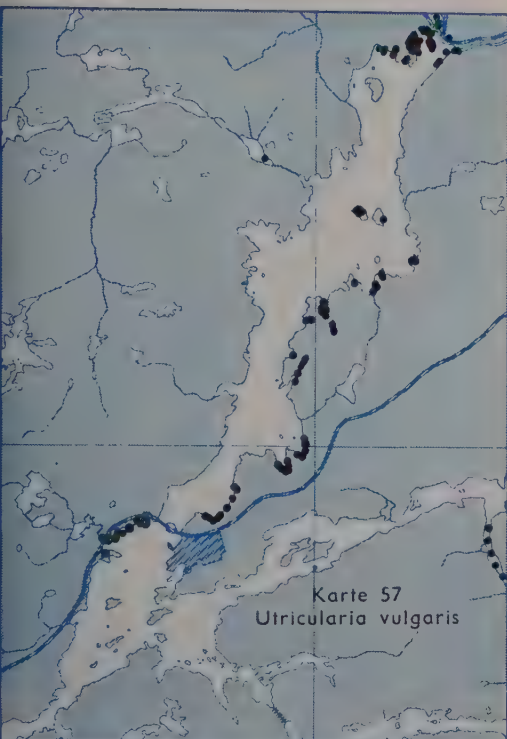


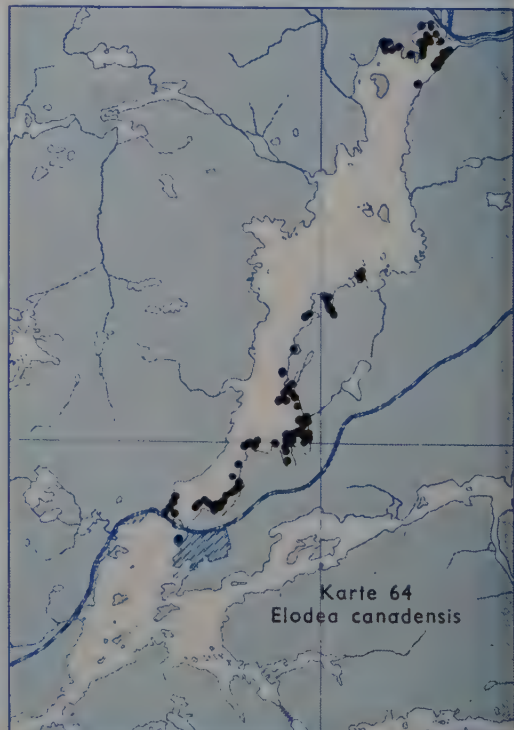
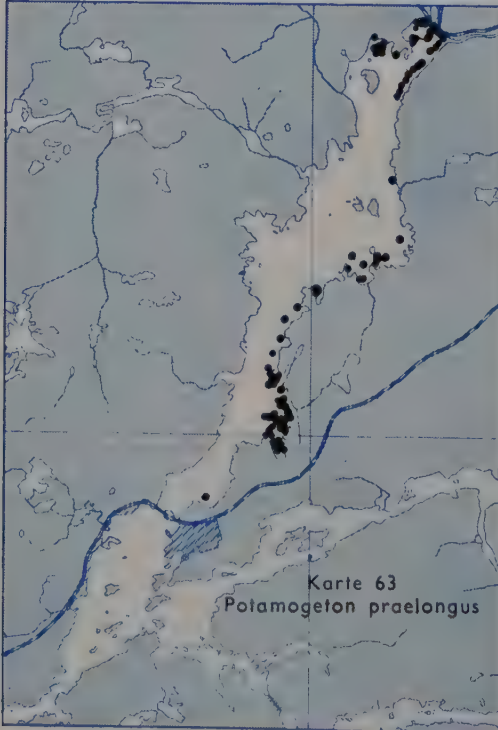
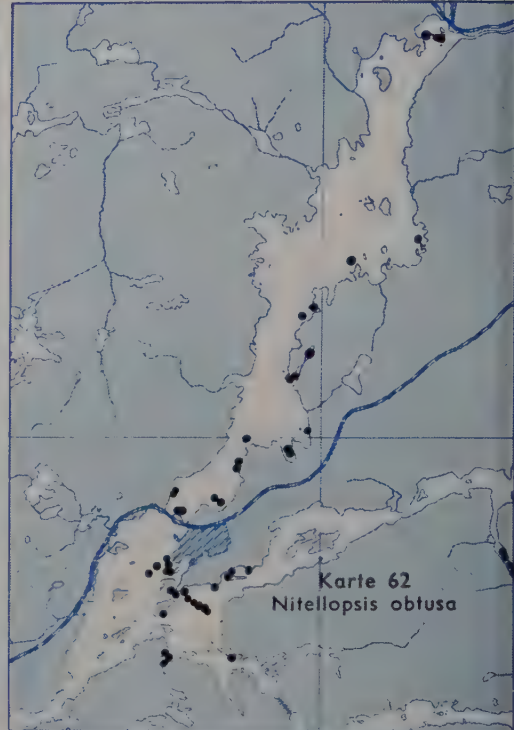
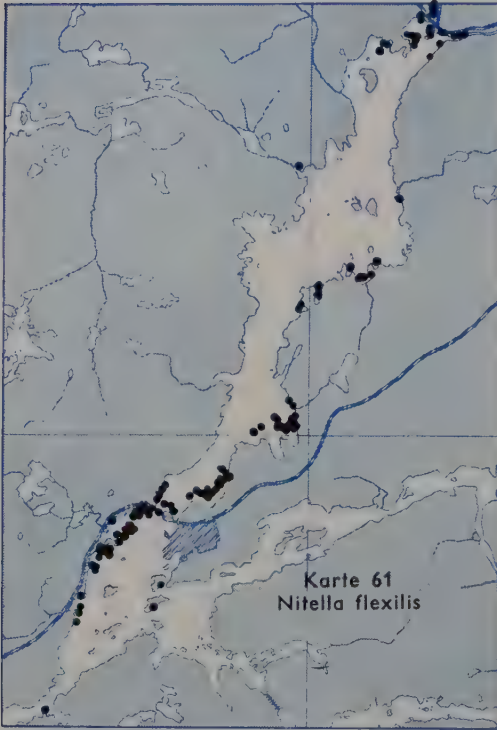








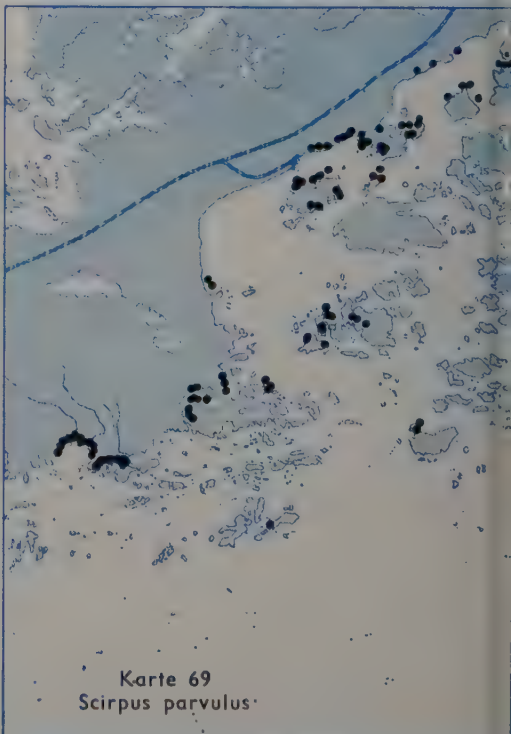
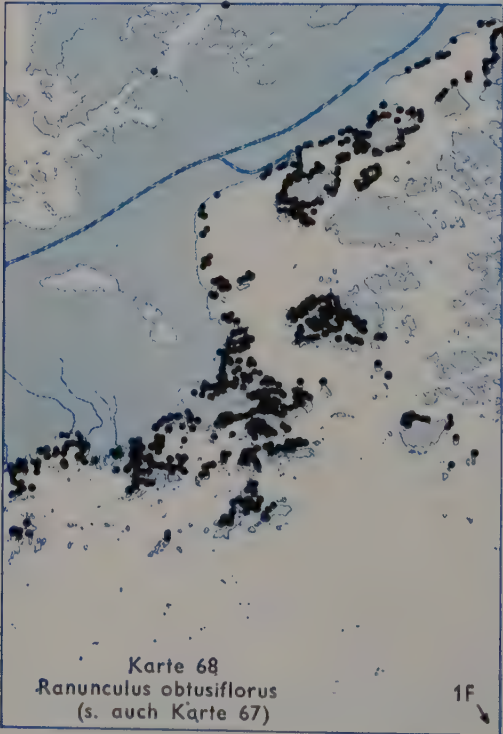
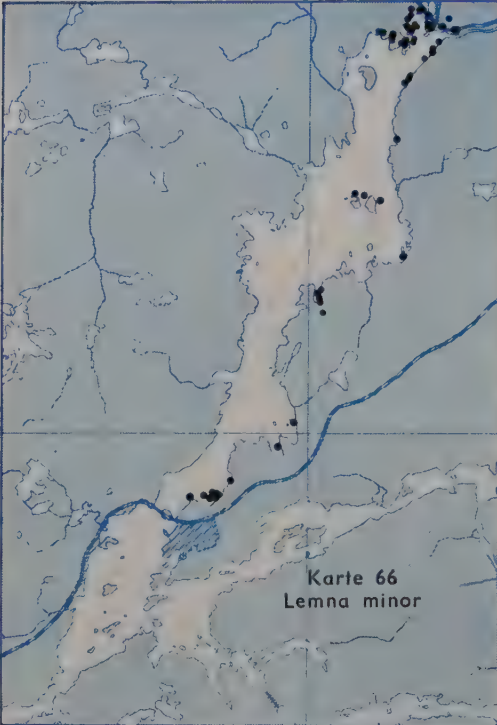








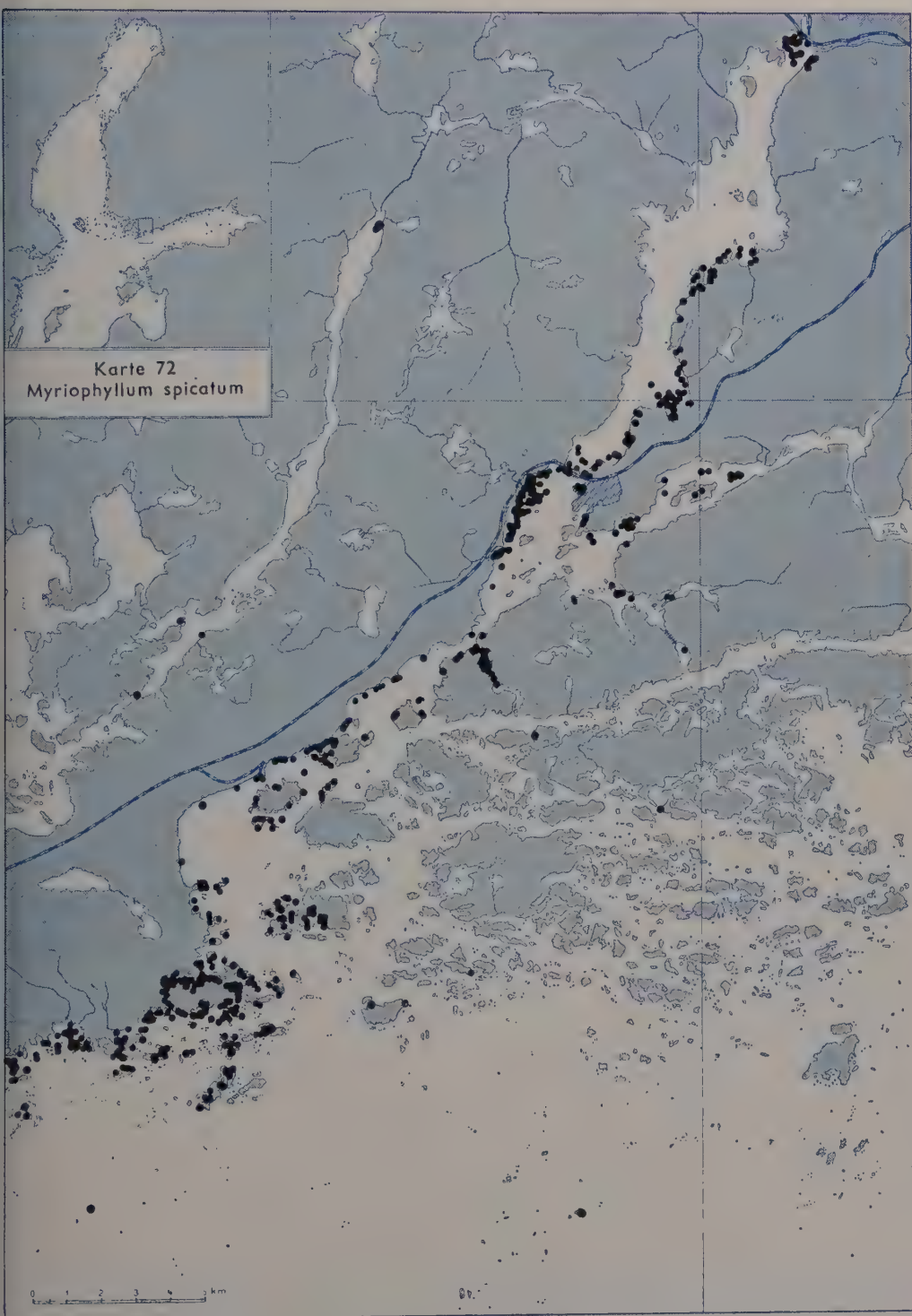








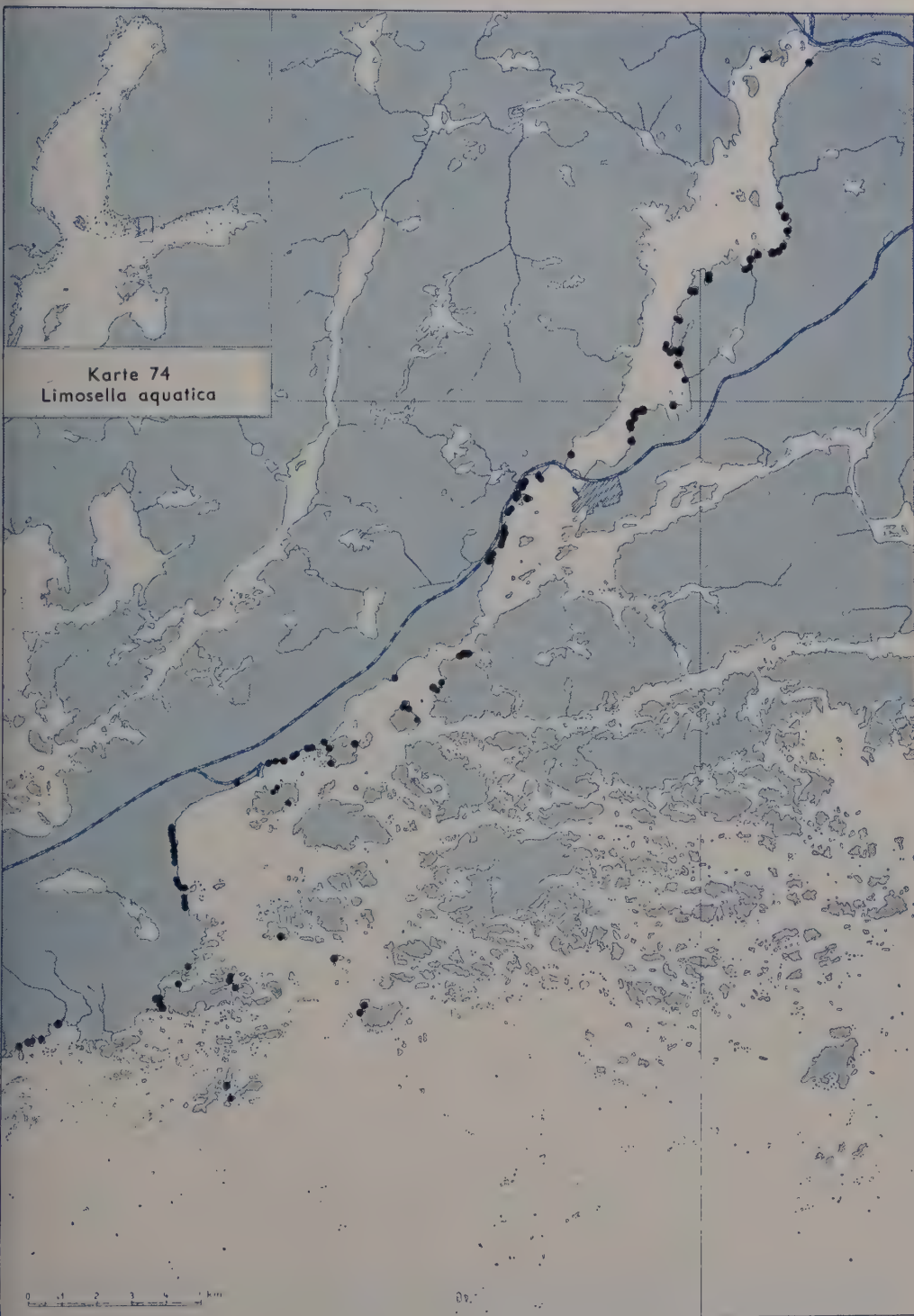








Karte 74  
*Limosella aquatica*





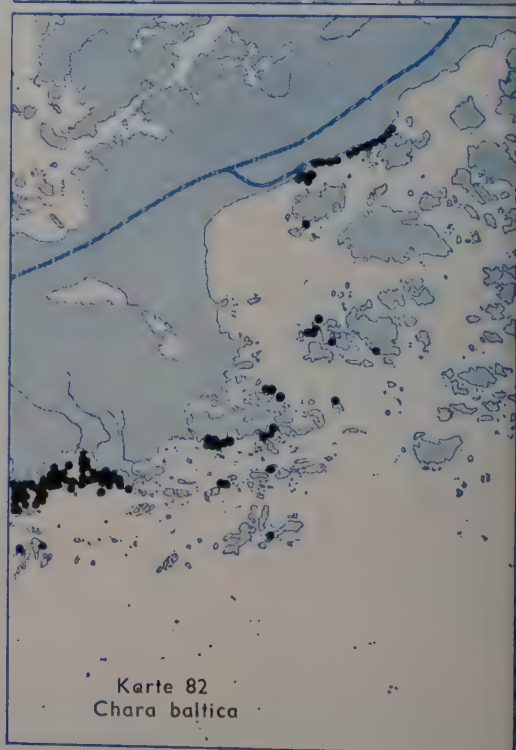
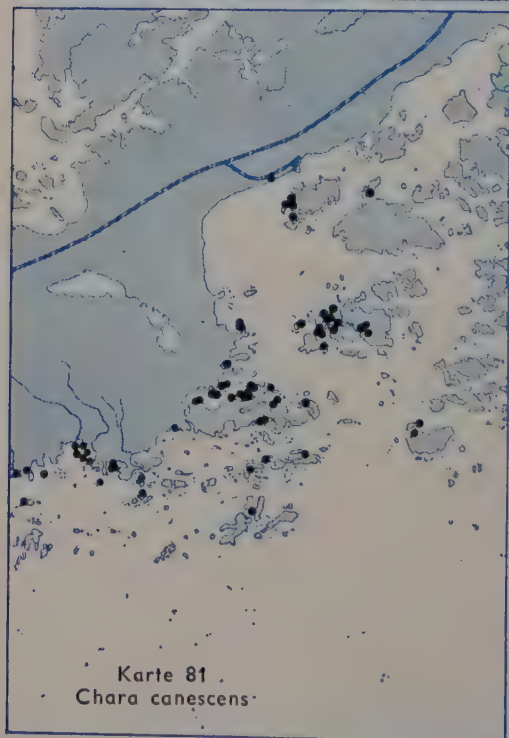
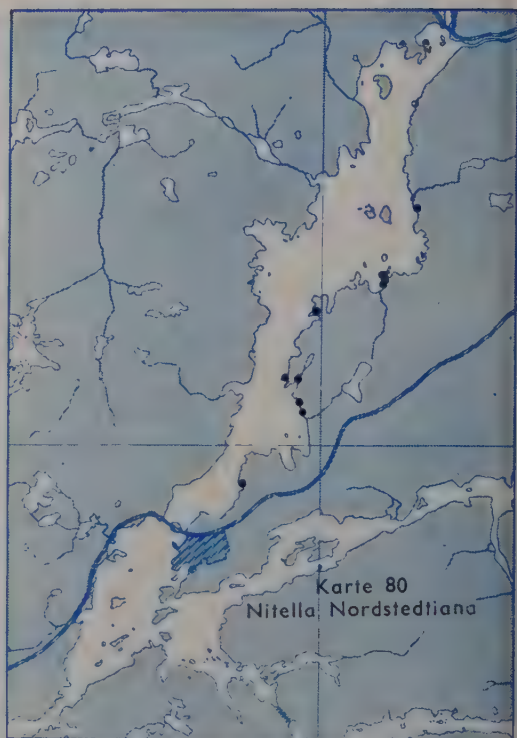
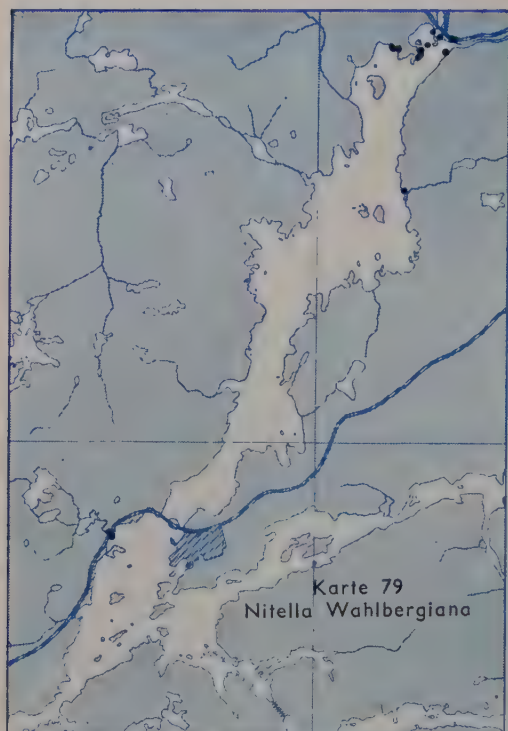




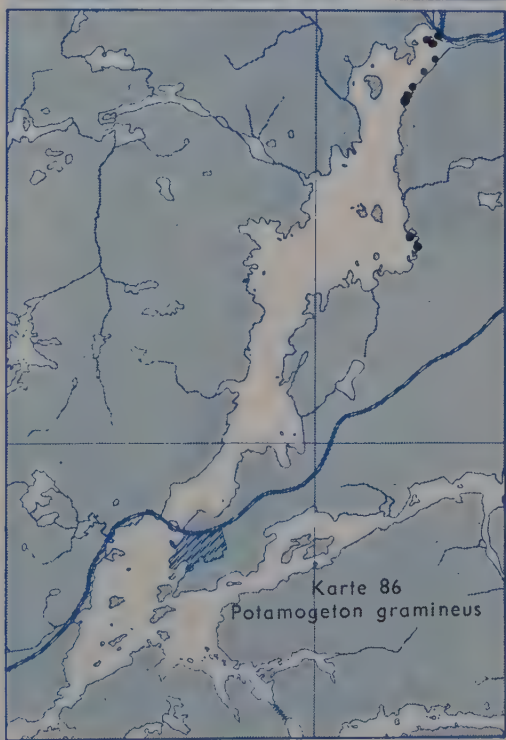
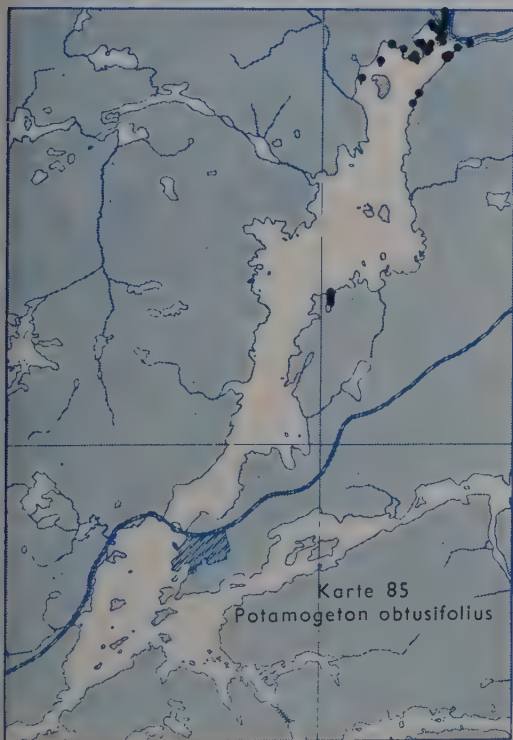
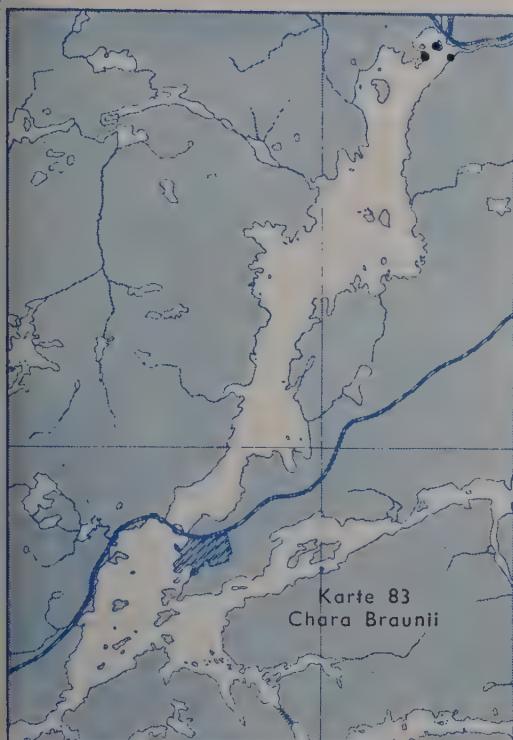




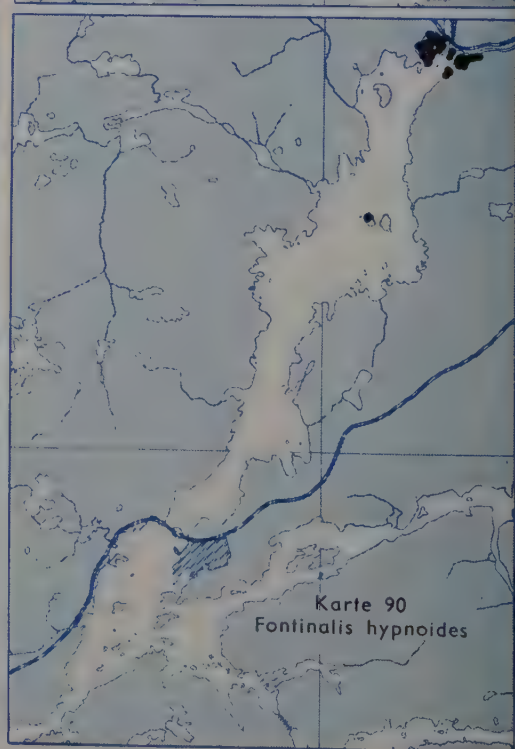
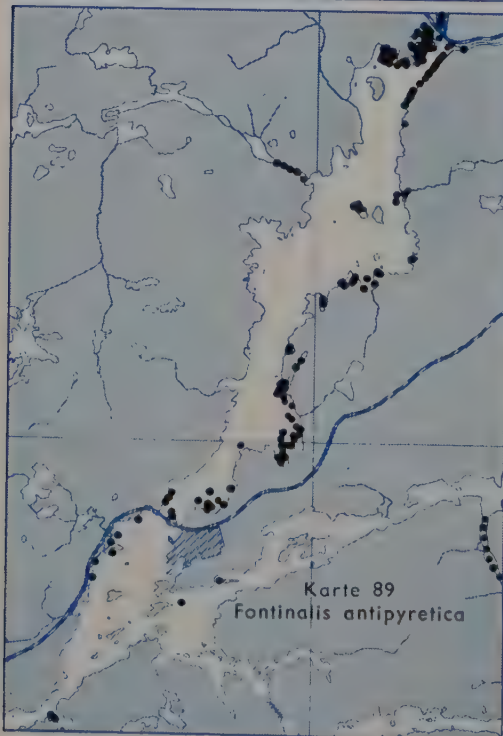
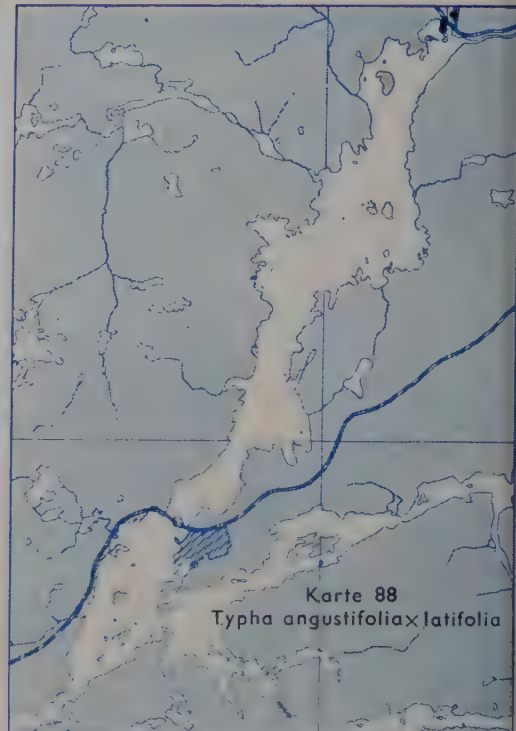
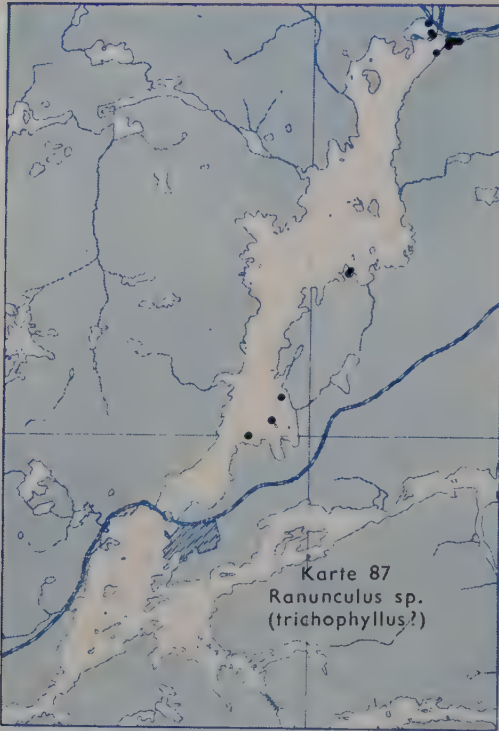


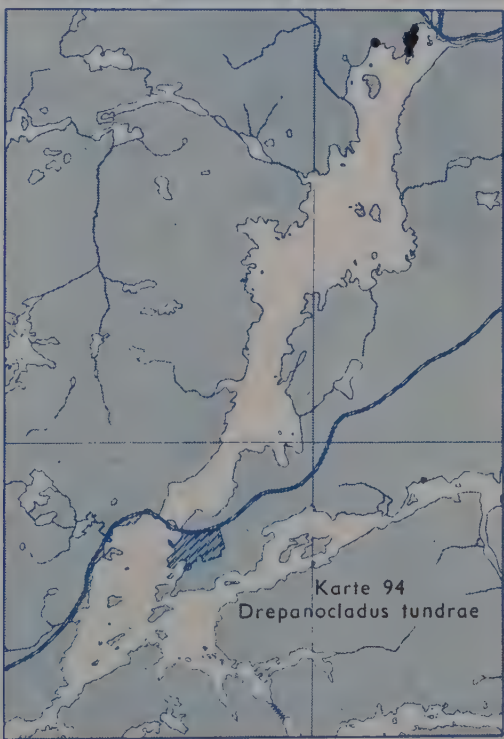
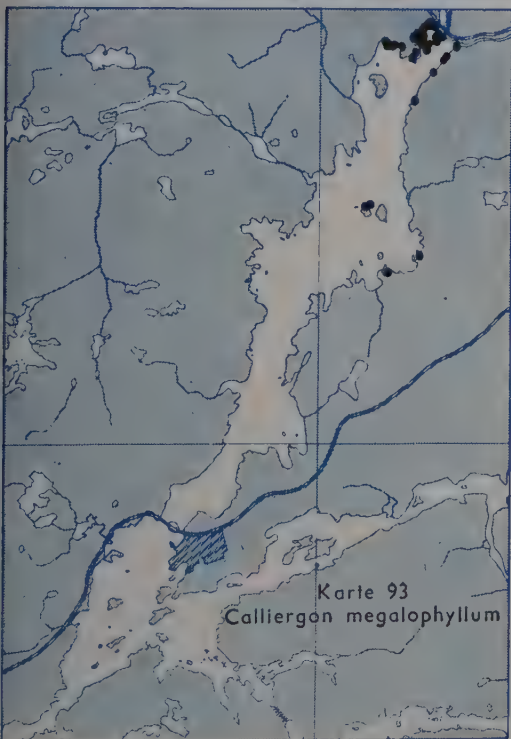
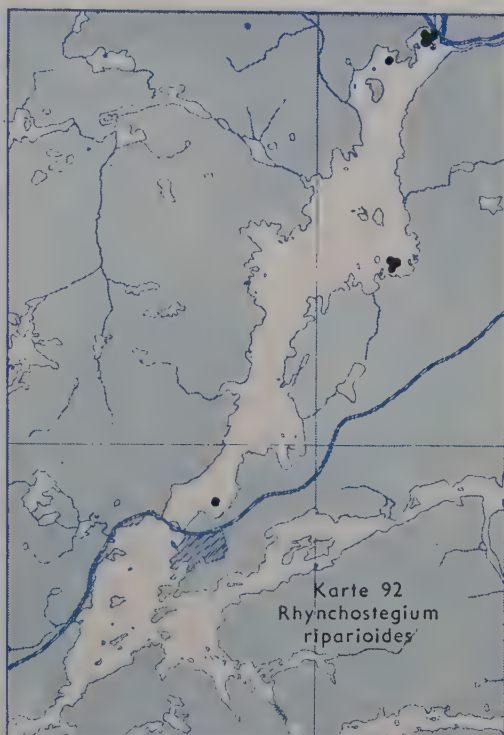
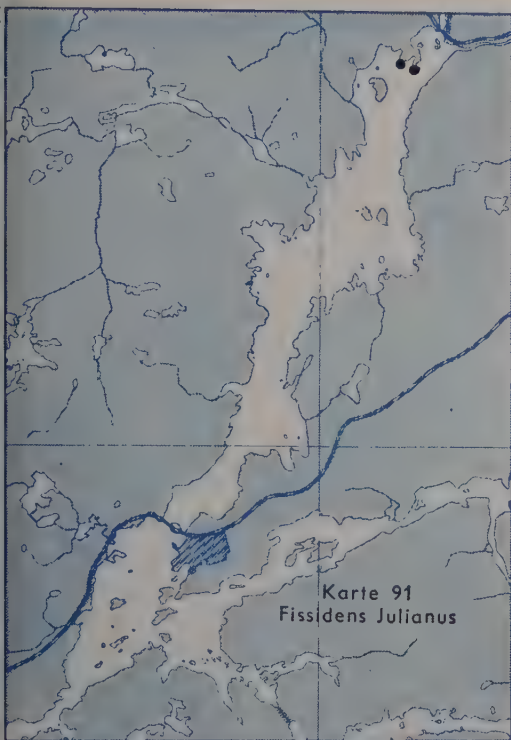


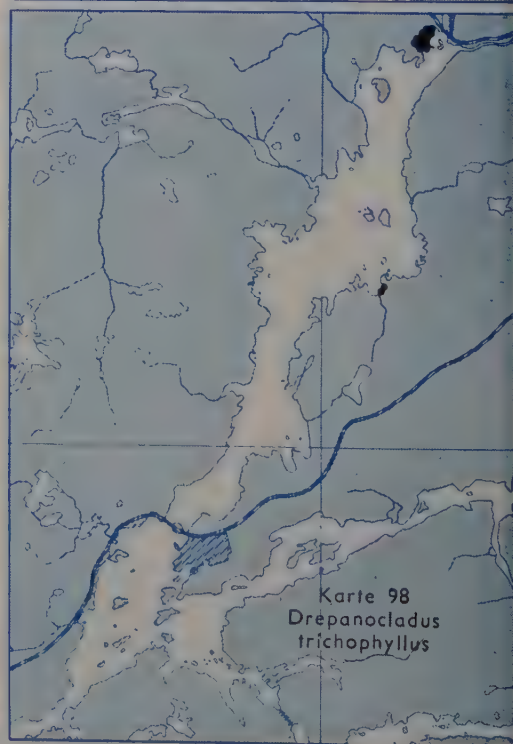
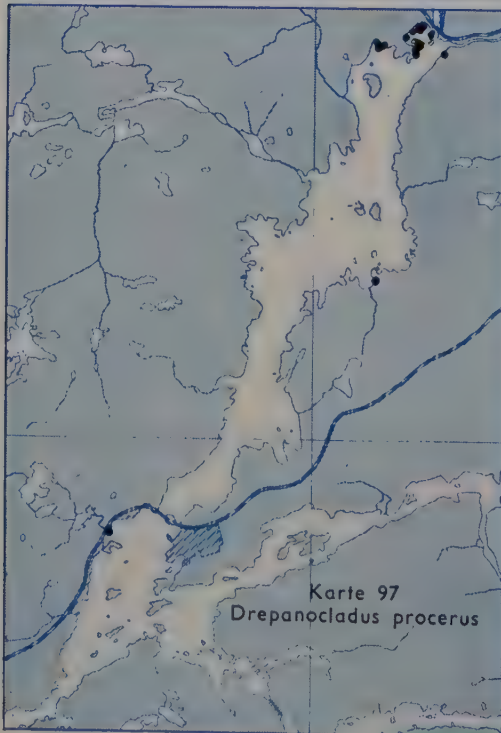
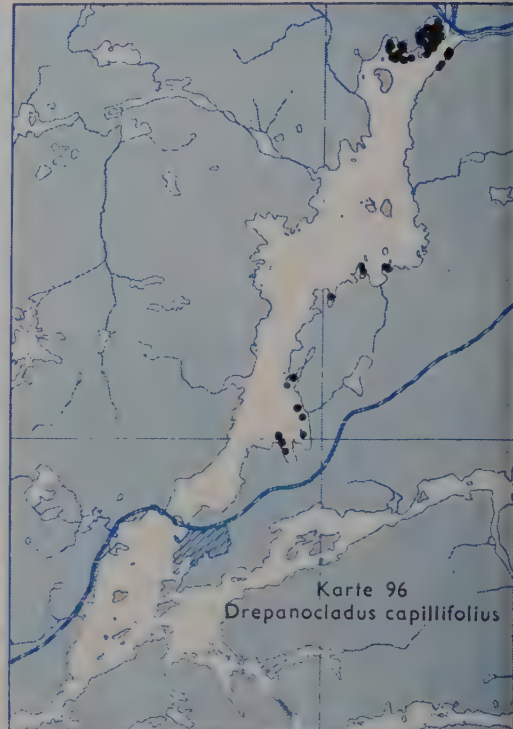
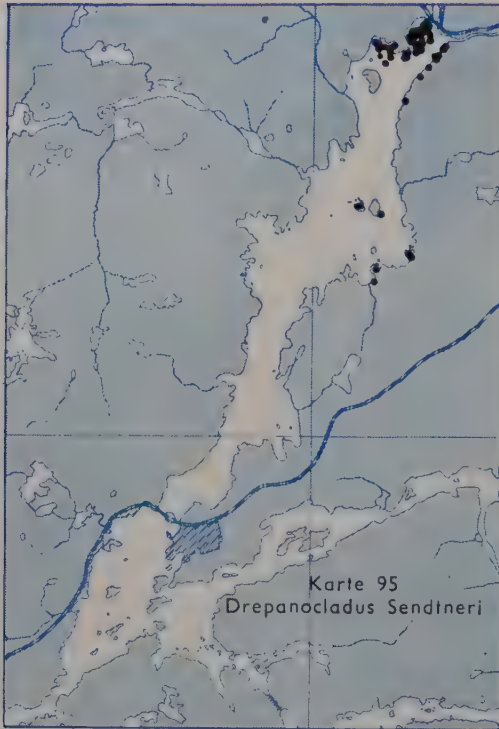




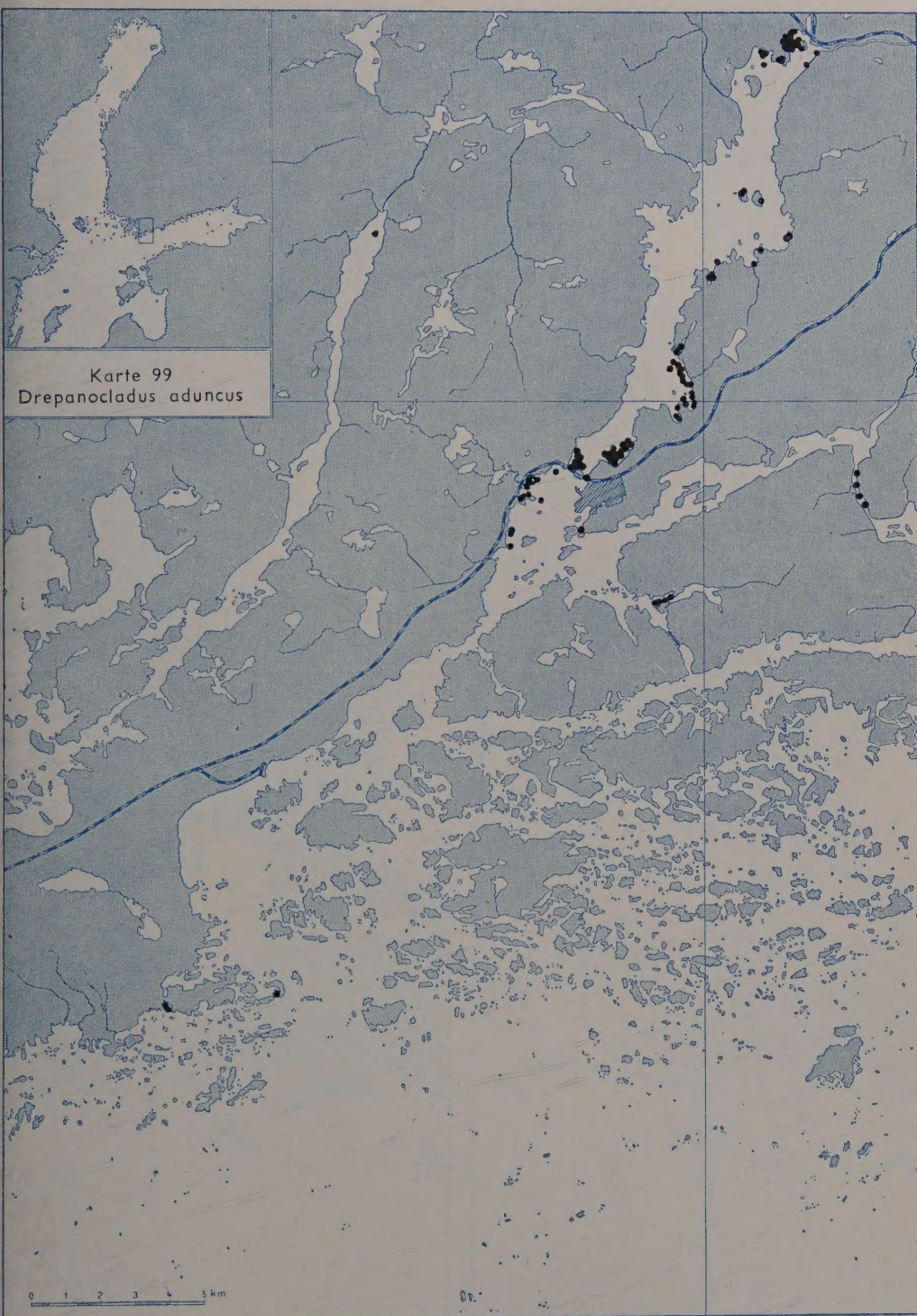




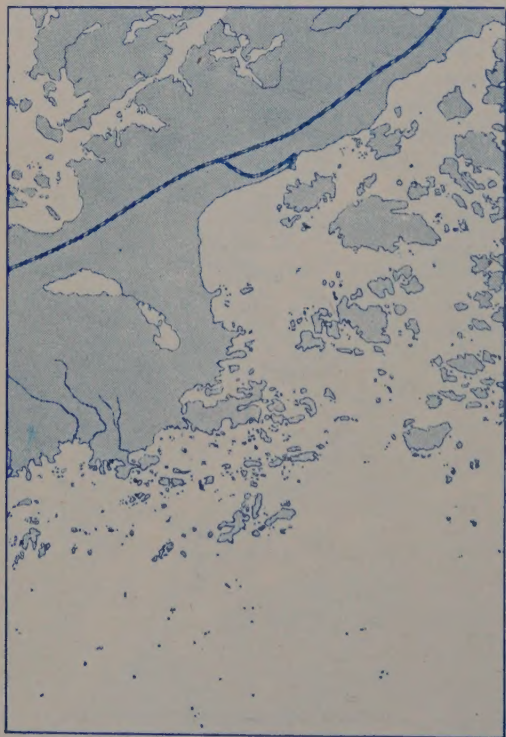
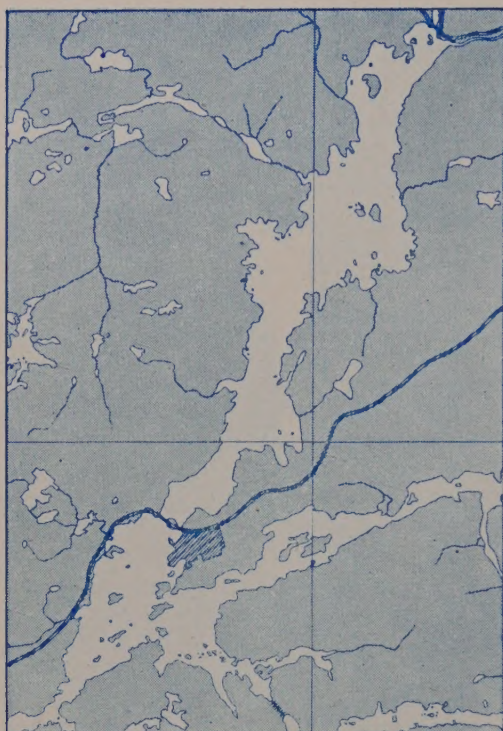




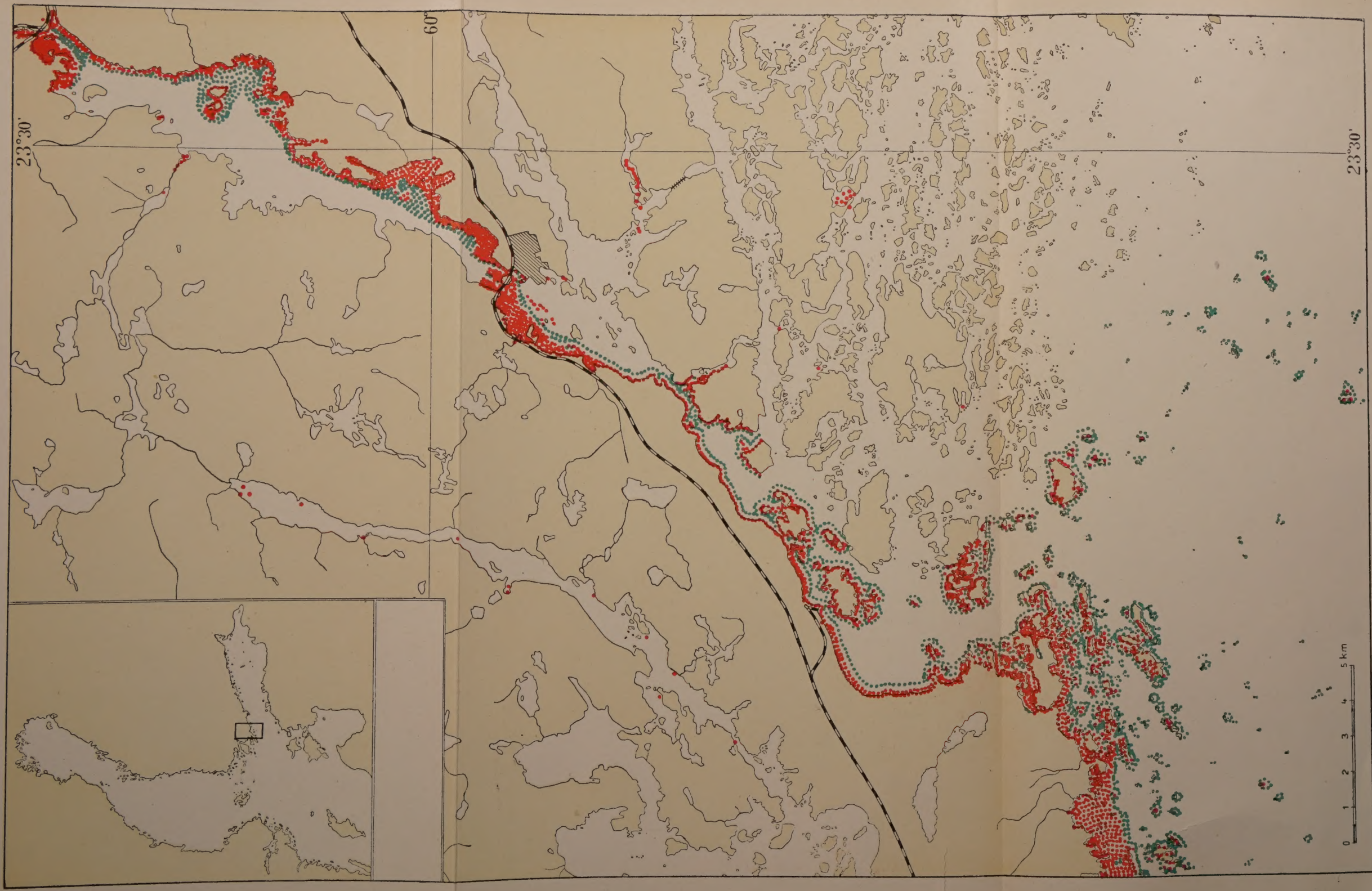












Karte 100. Die Untersuchungsintensität (vgl. S. 55). Rote Punkte: Untersuchungsflächen mit höherer Wasservegetation. Grüne Punkte: Untersuchungsflächen ohne höhere Wasservegetation.



